

VISIT...

LANZAROTE  
*Caliente*.COM



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Н. М. ШЕМАХАНОВА

# МИКОТРОФИЯ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР



ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР  
Е. Н. МИШУСТИН

## ВВЕДЕНИЕ

Честь открытия симбиотических взаимоотношений между грибами и корнями высших растений принадлежит русскому ученому Каменскому (1883, 1886, 1891).

Морфологически симбиоз выражается в особых образованиях — микоризах, представляющих собой тесное соединение гиф грибов с корневой системой растений.

По своему строению микоризы разделяются на эндотрофные, эктотрофные и экто-эндотрофные. Эндотрофная микориза в основном распространена среди травянистых растений и у древесных пород встречается в редких случаях. Типичная эндотрофная микориза характеризуется отсутствием грибного чехла и сети Гартига и наличием корневых волосков и гиф грибов внутри клеток коры корня, обычно расположенных вокруг эндодермы.

В настоящей работе разбирается комплекс вопросов, связанных с образованием эктотрофной микоризы у древесных растений.

Отличительные признаки типичной эктотрофной микоризы, присущей подавляющему большинству древесных пород, заключаются в наличии грибного чехла, грибных гиф между клетками коровой паренхимы (сети Гартига) и редукции корневых волосков.

Экто-эндотрофная микориза представляет собой промежуточный тип между двумя описанными микоризами и характеризуется наличием не только межклеточной, но и внутриклеточной инфекции. Этот тип является переходным и появление его зависит от экологических условий окружающей среды.

Тесные взаимоотношения между грибами и древесными растениями известны с давних времен.

Микоризы найдены у представителей древних голосеменных (кордаитов), обитавших в каменноугольном периоде (Криштофович, 1941). Теофраст (382—287 до н. э.) обнаружил грибы, растущие из корней деревьев (дуба). Впоследствии Гаспаррини (Gasparri, 1856) наблюдал оплетение гифами грибов (корневой чехол) корней каштана, орешника и сосны. Гартиг (Hartig Th., 1840—1851) обратил внимание на наличие между клетками коровой паренхимы сети из грибных гиф (сеть Гартига), но



принял наблюдаемую им картину за нормальное строение со-  
сущих корешков. Будье (Boudier, 1876) указал, что микоризы  
дуба, березы и каштана, а Рисс (Reess, 1880) сосны обра-  
зуются определенными грибами из рода *Elaphomyces*.

В настоящее время установлено, что корневые системы почти  
всех травянистых растений, кустарников и древесных пород снаб-  
жены микоризами. Многочисленные наблюдения ученых, а также  
детальные эколого-географические обследования главных  
древесных пород в СССР (Штеренберг, 1949; Лобанов, 1953;  
Ситникова, 1953; Зерова и Воробьев, 1950, 1952а, 1952б; Зерова,  
1955, и др.) показали, что древесные породы, не имеющие мико-  
риз в наших условиях, очень редки.

Значение микоризы для растений трактовалось различно. Од-  
ни исследователи считали это образование полезным для жизни  
растений и грибам-микоризообразователям приписывали роль  
симбионтов, другие ученые относили микоризообразующие гри-  
бы к паразитам, рассматривая их отношения к растениям как  
паразитарные.

Наряду с другими мероприятиями, необходимыми для получе-  
ния высоких устойчивых урожаев, большое значение имеет по-  
лезазщитное лесоразведение. Облесение песков, берегов рек  
и особенно степных, лесостепных и полупустынных районов на  
огромных территориях юга и юго-востока Европейской части  
СССР является могучим фактором в борьбе с засухой, эрозией  
почвы, с губительными суховеями и периодически повторяющи-  
мися черными бурями, значительно снижающими урожай сель-  
скохозяйственных культур.

Известные русские ученые Докучаев (1892) и Костычев  
(1951а, 1951б, 1951в) особо отметили значение лесонасаждений,  
включая это мероприятие как один из способов борьбы с засухой.  
Проведенное Докучаевым искусственное полезазщитное лесона-  
саждение в Каменной степи в достаточной степени показало эф-  
фективность этого мероприятия, выразившуюся в повышении  
урожайности, особенно в засушливые годы. Басов (1949) на  
основании анализа многолетних материалов, собранных экспе-  
дицией Докучаева в Каменной степи, утверждает, что под лес-  
ной полосой запас влаги в два с половиной раза больше, чем в  
степи, причем собранной лесом влаги хватает не только для  
жизни леса, но и остается избыток. Бурнацкий и Сучалкина  
(1949) пишут, что в засушливые годы в этих местах, в полях  
открытой степи, появлялась почвенная засуха, в то время как  
среди полос ее практически не было.

Можно указать, как частный случай, что в колхозах, распо-  
ложенных вокруг Велико-Анадольского лесничества, урожай  
сельскохозяйственных культур в засушливом году равнялся  
22,5 ц/га, с открытых полей его едва собрали по 5—7 ц/га (Ла-  
бунский, 1949).

Приведенные нами данные наглядно показывают, что искусственные лесонасаждения создают благоприятный режим воздуха и почвы и способствуют повышению влажности грунта, дефицит которой ведет к неурожайности наших степных районов.

Как показали исследования прошлых лет (Докучаев, 1892; Высоцкий, 1901), разведение леса в степи вследствие извечной борьбы между лесом и степью непростая задача. Среди многих причин, способствующих произрастанию леса в степи, большое значение имели и биологические факторы, в частности макрофитные почвенные грибы, состоящие в симбиотрофном сожительстве с корнями деревьев (Высоцкий, 1902, 1912, 1929).

Естественно, что уяснение роли микориз в приживаемости и развитии древесных пород в различных климатических и почвенных условиях нашей страны стало одной из задач советских микологов.

В наших работах, рассматривающих сущность взаимоотношений, существующих в микотрофии древесных растений, главное внимание было уделено выяснению значения грибного симбионта для развития древесных пород. В основном определялась роль грибов в снабжении высшего растения витаминами и фосфором. Попутно исследовалось значение грибного симбионта в снабжении древесных пород труднодоступными органическими и минеральными соединениями и водой. Для выяснения некоторых сторон этой сложной проблемы были использованы физиологические методы и метод меченых атомов. Одновременно изучались продукты метаболизма грибов в чистых культурах, определялись грибы-микоризообразователи сосны и дуба и условия образования микориз. Соответственно в целях получения микориз в чистых культурах разрабатывались методы выделения грибов-микоризообразователей из плодовых тел, из микоризных окончаний и методы получения микориз у сосны в чистых культурах. Параллельно выяснялось влияние чистых культур грибов-микоризообразователей и лесной почвы на развитие древесных пород в природных условиях. Кроме того, изучалась роль других факторов, присущих лесной почве, в частности различных почвенных микроорганизмов.

Помимо изложения собственных исследований по этому вопросу, наша задача заключалась в систематизировании большого материала, полученного советскими исследователями, и сопоставление его с данными зарубежных ученых.

Некоторые сводки по вопросу микотрофии древесных растений есть в зарубежной [Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Келли, 1952; Роулд (Rawald, 1958)] и в отечественной литературе. Среди работ советских ученых можно указать на обзоры Мишустина и Пушкинской (1949), Вакина и Гусевой (1951), Ванина



и Власова (1952), Возняковской (1954), Рубина и Обручевой (1955) и монографию Лобанова (1953) <sup>1</sup>.

Весьма интересны последние работы Харли (Harley, 1959) и Мелина (Melin, 1959a, 1959b). В книге Харли собраны материалы по физиологии питания микоризообразующих грибов, в основном по физиологии и механизму поглощения солей эктотрофной микоризой бука, с преимущественным использованием своих работ. Статья Мелина является хорошей сводкой работ зарубежных ученых и также в основном самого автора. Советская литература у обоих авторов, за редким исключением, не использовалась.

Исходя из сказанного, нам кажется ценным обобщение данных советских и зарубежных ученых, тем более что такой широкой апробации роли микоризообразующих грибов в полевых опытах, как в Советском Союзе, нигде не проводилось. Считаем также весьма полезным снабдить книгу некоторыми методиками исследования, используемыми нами и другими исследователями при изучении микотрофии древесных пород.

---

<sup>1</sup> В 1960 г. книга Н. В. Лобанова была дополнена и переиздана на немецком языке в ГДР.

---

## Глава I

### МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

#### ОТБОР И СТЕРИЛИЗАЦИЯ СЕМЕННОГО МАТЕРИАЛА

Разбирая методы исследования микоризы древесных растений, мы остановимся на вопросе о качестве семенного материала. Важную роль играет не только сортность и происхождение, но и вес семенного материала. Даже в тех случаях, когда запас питательных веществ в семени невелик, вес его сильно влияет на последующее развитие сеянца. Особенно важно иметь одинаковый по весу материал в вегетационных опытах и в опытах с чистыми культурами, количество растений в которых бывает обычно немногочисленно.

Значение веса семян для развития сосны отмечали Митчелл (Mitchell, 1934), Бьörкман (Björkman, 1942), Мак-Комб (McComb, 1943), Юрре (1951), Волков и Рожнов (1949). Из более крупных семян вырастали лучшие сеянцы. Влияние веса семени на последующее развитие сеянцев может продолжаться до шести лет (Митчелл, 1934).

Особенное значение имеет величина желудя, запасом питательных веществ которого однолетний сеянец дуба пользуется в течение всего лета. Корреляцию между величиной желудя и развитием всходов дуба в первый год вегетации наблюдали Хитрово (1914), Эйтинген (1915, 1922, 1946), Данник (1949), Травень (1950а, 1950б), Зерова (1955), Частухин (1955) и Шутяев (1957). По данным цитированных ученых, от веса желудя зависит не только высота и вес всей надземной части сеянцев (Эйтинген, 1946), но и развитие корневой системы (Данник, 1949; Травень, 1950а). Полученные преимущества сохраняются и на следующий вегетационный период (Зерова, 1955). В дальнейшем различие между растениями, выросшими из крупных и средних желудей, постепенно выравнивается.

Крупные желуди характеризуются и быстрой всхожестью (Данник, 1949, Шутяев, 1957). Шутяев указывает на прямую зависимость, существующую между весом желудей, энергией прорастания и групповой всхожестью. Сеянцы, выросшие из



крупных желудей, были вдвое выше и в пять раз тяжелее выросших из мелких. Преимущество крупных желудей сказывается в большей степени при выращивании сеянцев в каштановой почве и южном черноземе, чем в обыкновенном (Зерова, 1955).

Данные, полученные нами в песчаных культурах со средой Гельригеля в условиях вегетационного опыта, также показали, что сеянцы, выросшие из крупных желудей, по всем показателям намного превосходят сеянцы, выросшие из мелких (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Влияние веса желудей на развитие однолетних сеянцев дуба (среднее на сеянец)

| Вариант                       | Число<br>листь-<br>ев | Высота<br>стволика,<br>см | Диаметр<br>стволика,<br>мм | Диаметр<br>корня,<br>мм | Сухой вес, г |               |       |       | Число<br>растений<br>с микори-<br>зой |
|-------------------------------|-----------------------|---------------------------|----------------------------|-------------------------|--------------|---------------|-------|-------|---------------------------------------|
|                               |                       |                           |                            |                         | листь-<br>ев | ство-<br>лика | корня | общий |                                       |
| Мелкие желуди                 | 5,7                   | 9,8                       | 2,03                       | 2,40                    | 0,27         | 0,15          | 0,40  | 0,82  | 0                                     |
| Крупные желу-<br>ди . . . . . | 8,0                   | 15,4                      | 2,97                       | 3,23                    | 0,46         | 0,30          | 1,01  | 1,77  | 0                                     |

Мелкие желуди весили от 1,9 до 2,3, крупные от 7 до 8 г. Подбирать желуди по объему ни в коем случае нельзя, так как величина желудя часто не сходится с весом, и, следовательно, сравнительно одинаковые по объему желуди могут иметь довольно разный вес.

Поверхность семян растений, в том числе древесных пород, всегда заражена микрофлорой. Для изучения влияния лесной почвы и чистых культур грибов на развитие древесных пород, а также для уточнения районов, в которых необходима микоризация, требуется применение стерильных семян. Особенно необходима надежная стерилизация в экспериментах с чистыми культурами, где внесение даже плесневых грибов нежелательно.

Существующих средств для дезинфекции семян довольно много. Наиболее распространенными из них можно считать спирт, эфир, сулему, перекись водорода, фенол, формалин, медный купорос, азотнокислое серебро, бром, известковую воду, раствор соляной кислоты, граназан и хлорную известь. Многие ученые употребляли сулему или последовательную комбинацию сулемы с другим дезинфицирующим средством, например спирт с сулемой, формалин с сулемой и т. д. [Фукс (Fuchs, 1910); Крисс, Кореняко и Мигулина, 1940].

Шрёдер [цит. по Нитхаммер (Niethammer, 1926)], Клейн и Киссер (Klein u. Kisser, 1924), Нитхаммер (1926) придавали большое значение обработке семян перед стерилизацией. Клейн и Киссер перед стерилизацией вначале очищали семена щеткой, затем обрабатывали в мыльной пене и, наконец, в спирте или

эфире, а затем вновь в растворе мыла. Иногда добавление незначительного количества мыльного порошка намного облегчало дезинфекцию семян. Предварительная обработка помогала удалению жира с поверхности семян (спирт и эфир) и пузырьков воздуха (мыльный раствор).

Однако Вильсон (Wilson, 1915) и Грюнфельд (цит. по Нитхаммер, 1926) предварительным обработкам никакого значения не придавали, а Модесс (Modess, 1941) даже отмечал вредное действие спирта на прорастание семян сосны. Модесс (1939), Мелин (1922а, 1922б) и Хэч (Hatch, 1937) для лучшего набухания семян перед стерилизацией вымачивали их различные сроки в стерильной воде.

Эффективность отдельных антисептиков, их концентрации и режимы стерилизации в сильной степени зависят от специфичности инфекционного начала, степени зараженности, веса и сорта семян, а также и строения их оболочки (Вильсон, Нитхаммер). Семена с меньшим удельным весом стерилизуются хуже, так как, плавая на поверхности раствора антисептика, они не со всех сторон омываются стерилизующей жидкостью. При стерилизации семян с гладкой оболочкой легче достигнуть полной стерильности, чем при стерилизации семян, имеющих шероховатую, морщинистую и волосистую поверхность.

При выборе дезинфицирующего средства огромное значение имеет и его безвредность для стерилизуемого объекта. При получении асептических сеянцев сосны и дуба использовались сулема, хлорная известь, серная кислота, фенол, формалин, супероксол, спирт и раствор марганцевокислого калия.

Сулема и серная кислота требуют тщательного отмывания стерильной водой, а серная кислота, кроме того, и нейтрализации раствором  $\text{CaCO}_3$ . Хлорная известь такой тщательной отмывки не требует. Для супероксола она вообще не нужна. Интересен способ стерилизации сулемой семян сосны, предложенный Мазуи (Masui, 1927). Автор стерилизовал зеленые шишки с еще не раскрывшимися чешуйками, так что находившиеся в них семена были полностью изолированы от наружного воздуха. Шишки вначале промывались в 50%-ном спирте, а затем переносились в 0,1%-ный раствор сулемы, где при помощи стерильных щипцов освобождались семена, которые затем промывались дистиллированной, стерильной водой и переносились на агар для прорастания.

Полностью стерильные семена сосны были получены нами при стерилизации в 0,1%-ном растворе сулемы в течение 15 мин. и в хлорной извести в течение полутора часов. Для лучшей смачиваемости семена слегка перетирались в растворе антисептиков. Сокращение сроков выдержки в растворах указанных антисептиков удовлетворительной стерилизации не обеспечивает. Предварительная обработка крепким спиртом в течение 10 сек.

или вымачивание водой в течение часа (Нитхаммер, 1926) положительных результатов также не дает.

Для получения стерильных семян антисептированные семена сосны следует проращивать в чашках Петри на 1—1,2%-ном растворе водного агара. Раствор агара большей концентрации применять не следует, так как недостаточное количество кристаллизационной воды на его поверхности не обеспечивает быстрого набухания семян и замедляет их прорастание. Количество семян на чашку не должно превышать 15—20 шт.

При разработке режима стерилизации желудей хорошие результаты были получены от применения 5%-ного раствора хлорной извести в течение 2 час. Стерилизацию желудей следует проводить только после снятия плодовой и семенной оболочек. Однако, полное обеззараживание в большинстве случаев удавалось лишь у желудей, снятых непосредственно с дерева. Неплохие результаты наблюдались при стерилизации желудей, хранившихся в проточной воде, так как такие желуди менее заражены грибами. В других случаях освободиться полностью от почвенной микрофлоры очень трудно: желуди почти всегда бывают заражены грибами. При стерилизации желудей с твердой плодовой оболочкой это совсем невозможно. Донце желудя имеет открытые сосудистые пучки (Раскатов, 1951), через которые легко проникает инфекция, особенно когда желудь лежит некоторое время на земле и связь с плюской нарушена. В первые дни рекомендуется чаще менять стерильную воду, потому что из желудей вымываются в воду некоторые вещества, на которых охотно поселяются плесневые грибы.

Перспективность использования хлорной извести в качестве антисептирующего средства была еще отмечена Вильсоном (1915) и Нитхаммер (1926). Вильсон, применив хлорную известь, получил не только стерильные семена, но и сеянцы, сохранявшие свою стерильность больше месяца, причем доза хлорной извести, вредящая семенам, во много раз выше стерилизующей. Этот препарат не требует отмывки.

Модесс (1941) с успехом использовал хлорную известь для стерилизации семян сосны. Вильсон и Модесс применили 7,5%-ный раствор хлорной извести ( $\text{CaOCl}_2$ ) следующего приготовления: 10 г свежей продажной извести (имеющей по титру 28% хлора) смешивали со 140 мл дистиллированной воды. После встряхивания смеси в течение 5—10 мин. раствор освобождался от нерастворившейся хлорной извести. Действующим началом является хлор в виде раствора соляной кислоты. Раствор, применяемый Вильсоном и Модессом, содержал по титру 2% хлора. Нитхаммер использовала раствор хлорной извести с содержанием хлора 0,1%. Рекомендуемый режим обработки, по Нитхаммер, 6—11 час. с предварительной обработкой спиртом в течение 45 мин.



Главное внимание при применении различных дезинфицирующих средств было обращено на вредное последствие, оказываемое ими на всхожесть семян и на развитие растений. В этом аспекте, например, исследовали граназан, употребляемый в качестве защитного средства от поражений желудей при хранении. Работами Архипова (1951) и Архиповой (1958) показано, что в зависимости от дозировки граназана и способа хранения желудей всходы сеянцев дуба могут задержаться до месяца или даже вовсе не прорасти. Наши наблюдения показали, что применение граназана при хранении наклюнувшихся желудей вредно отражалось на корневой системе сеянцев. Окончания ростовых корней были ненормально утолщены, а вся система имела уродливый вид. Сеянцы, выросшие из таких желудей, выглядели хилыми.

Однако по литературным источникам известен и стимулирующий эффект, оказываемый некоторыми дезинфицирующими средствами на прораствание семян (Нитхаммер, 1926; Вет, 1952). На благотворное действие хлорной воды и хлорной извести указывает Степанов (1932). Он приводит данные, которые показывают, что обработка семян лиственницы перед посевом в известковой воде в течение 36—40 час. повышает их всхожесть, а действие 10%-ной хлорной извести в течение часа дает 100%-ную всхожесть семян.

Полученные нами данные показали, что стерилизация 0,1%-ным раствором сулемы в течение 1 и 15 мин. неблагоприятно сказывается на всхожесть семян сосны, в полтора раза снижая скорость прораствания. Особенно плохие результаты показала стерилизация с предварительной обработкой семян в течение 1 мин. крепкой серной кислотой. Она уменьшает всхожесть семян в шесть раз. 10%-ный раствор хлорной извести также снижал прорастваемость семян сосны. Обработка же 5%-ным раствором хлорной извести в течение полутора часов не только не снижала всхожесть, но увеличила скорость и количество проросших семян в среднем на 30 в лабораторных (рис. 1) и на 10,8% в вегетационных опытах (табл. 2).

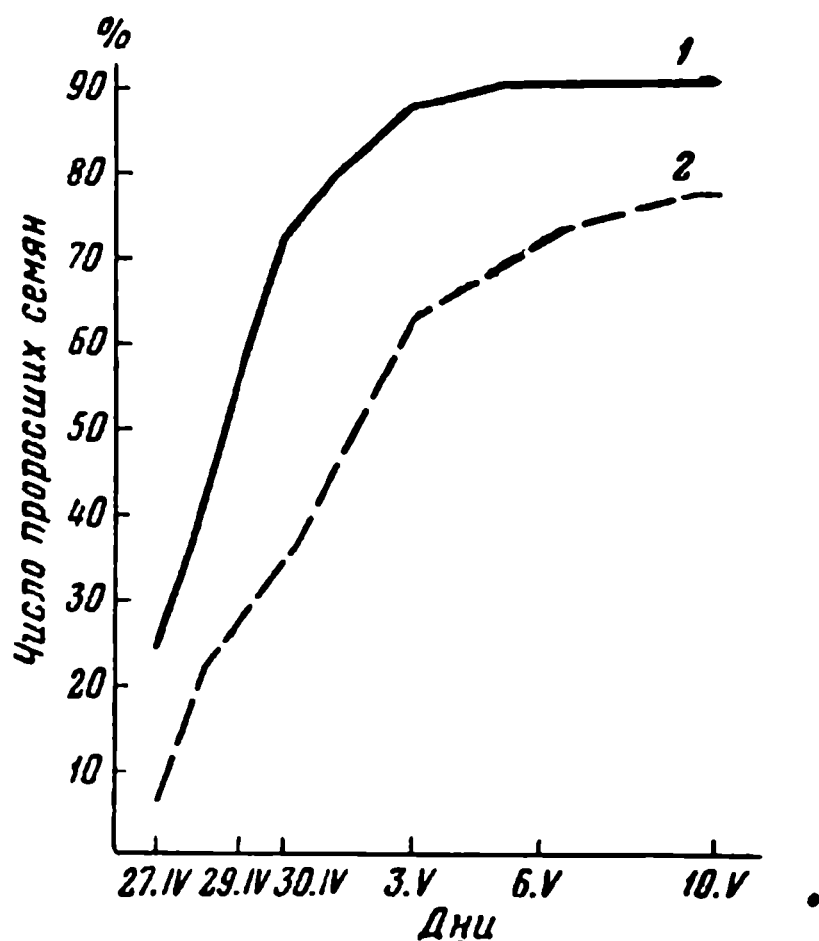


Рис. 1. Действие хлорной извести на прораствание семян сосны (лабораторный опыт)

1 — семена стерилизованные; 2 — семена нестерилизованные

Таблица 2

*Влияние хлорной извести на всхожесть и скорость прорастания семян сосны в вегетационных опытах*

| Способ стерилизации                      | Процент проросших семян через |         |
|------------------------------------------|-------------------------------|---------|
|                                          | 6 дней                        | 11 дней |
| 5%-ный раствор хлорной извести . . . . . | 30,4                          | 77,4    |
| Контроль (обработанный водой)            | 33,4                          | 56,2    |

Качество сеянцев, выросших из стерилизованных семян, было также лучше, сухой вес их достигал 6,4 мг, в то время как у сеянцев, выросших из нестерилизованных семян, он равнялся 5,6 мг.

Стерилизация 5%-ным раствором хлорной извести в течение 2 час. оказала заметное стимулирующее действие на прорастание желудей и развитие сеянцев дуба. Особенно благоприятно воздействовала стерилизация на наклюнувшиеся желуди со снятой плодовой оболочкой. Желуди раньше проросли, количество проросших желудей увеличилось, сухой вес сеянца и длина корня значительно прибавились.

Таблица 3

*Действие стерилизации на развитие сеянцев дуба (среднее на растение)*

| Вариант                                                                | Стерилизованные желуди |                 |               |                            | Нестерилизованные желуди |                 |               |                            |
|------------------------------------------------------------------------|------------------------|-----------------|---------------|----------------------------|--------------------------|-----------------|---------------|----------------------------|
|                                                                        | высота стебля, см      | длина корня, см | сухой вес, мг | число проросших желудей, % | высота стебля, см        | длина корня, см | сухой вес, мг | число проросших желудей, % |
| Желуди без плодовой оболочки, ненаклюнувшиеся . . . .                  | 12,15                  | 13,23           | 310           | 90                         | 11,70                    | 13,34           | 280           | 95                         |
| Желуди без плодовой оболочки, наклюнувшиеся . . . . .                  | 11,29                  | 17,50           | 291           | 100                        | 9,69                     | 12,90           | 241           | 85                         |
| Желуди без плодовой оболочки, пролежавшие 24 часа на воздухе . . . . . | 10,62                  | 12,98           | 288           | 100                        | 9,50                     | 12,64           | 269           | 95                         |
| Желуди с плодовой оболочкой, ненаклюнувшиеся . . . .                   | —                      | —               | —             | 10                         | —                        | —               | —             | —                          |
| Желуди с плодовой оболочкой, наклюнувшиеся . . . . .                   | 6,66                   | 15,71           | 205           | 40                         | 6,39                     | 13,05           | 154           | 60                         |



Рис. 2. Влияние стерилизации и плодовой оболочки на прорастание ненаклюнувшихся желудей

3 — желуди стерилизованы без плодовой оболочки; 4 — желуди стерилизованы с плодовой оболочкой

Отметим, что плодовая оболочка желудей сильно задерживает их прорастание. В то время как желуди без плодовой оболочки в условиях вегетационного опыта при 70% влажности от полной влагоемкости песка давали ростки в течение двух недель, желуди с плодовой оболочкой не прорастали и в течение месяца. При осмотре таких желудей последние оказались даже ненаклюнувшимися, в то время как зародыш их имел вполне здоровый и нормальный вид.

Данные вегетационных опытов подтверждены лабораторными. Желуди с удаленной плодовой оболочкой прорастали во много раз скорее, чем желуди, имеющие оболочку. Количество проросших желудей у первых было в 1,5—2,5 раза, высота двухмесячных сеянцев на 51—69%, а сухой вес на 43—56,5% больше, чем у вторых (табл. 3, рис. 2 и 3).

Стимулирующее действие хлорной извести наблюдалось лишь на наклюнувшихся желудях. Стерилизация ненаклюнувшихся желудей со снятой плодовой оболочкой только несколько ускоряла прорастание и улучшала качество сеянца. Стерилизация желудей с неснятой плодовой оболочкой прорастание сеянцев не ускоряла, однако сухой вес сеянцев был все же несколько лучше (рис. 3).

Подобная обработка обеспечивает лишь стерильность семян, но не предохраняет от инфекции, находящейся в почве.

Ускоренное прорастание желудей будет иметь значение при посадке дуба в районах с малым количеством влаги и быстро

наступающей засухой, где позднее появление всходов и медленное их укоренение приводит к гибели посевов.

Наши опыты показывают, что применением стерилизации и удалением плодовой оболочки можно не только ускорить прорастание желудей на неделю, но и получить более качественный

сеянец, с лучше развитой корневой системой, последнее, в свою очередь, даст возможность корням сеянцев скорее проникнуть в более увлажненный горизонт при посадке их в районах, где климатические условия вызывают быстрое просыхание верхнего почвенного слоя в весенний период.

Плодовая оболочка желудей, пролежавших некоторое время на воздухе, лопается и легко снимается, т. е. происходит как бы «самооблущивание». Проведенное искусственное подсушивание желудей показало, что 2-часовое подсушивание не оказывает никакого вредного действия, а 24-часовое несколько отражается на скорости прорастания по сравнению с желудями, облущенными, но не подсушенными, однако по сравнению с нестерилизованными и необлущенными желудями больше чем в полтора раза увеличивало всхожесть и сухой вес сеянцев (рис. 3).

Влияние плодовой оболочки на прорастание желудей отмечали Трубецкова, Михалевская и Новичкова (1955), Данилов и Солоухов (цит. по Заборовскому, 1952).

По их данным, срок проращивания очищенных от плодовой оболочки желудей можно сократить на 27—28 дней. Заборовский указал, что 5%-ный раствор хлорной извести увеличивал энергию прорастания желудей и длину корешков.

Благоприятное действие одновременного удаления оболочки и стерилизации хлорной известью на прорастание желудей, по данным Рунова, Пушкинской и Большаковой, наблюдалось и в полевых условиях. Большакова отмечала сокращение времени первых всходов в темноцветных почвах Джаныбека (Западно-Казахстанская обл.) в 1,5, а массовых в 1,2 раза.

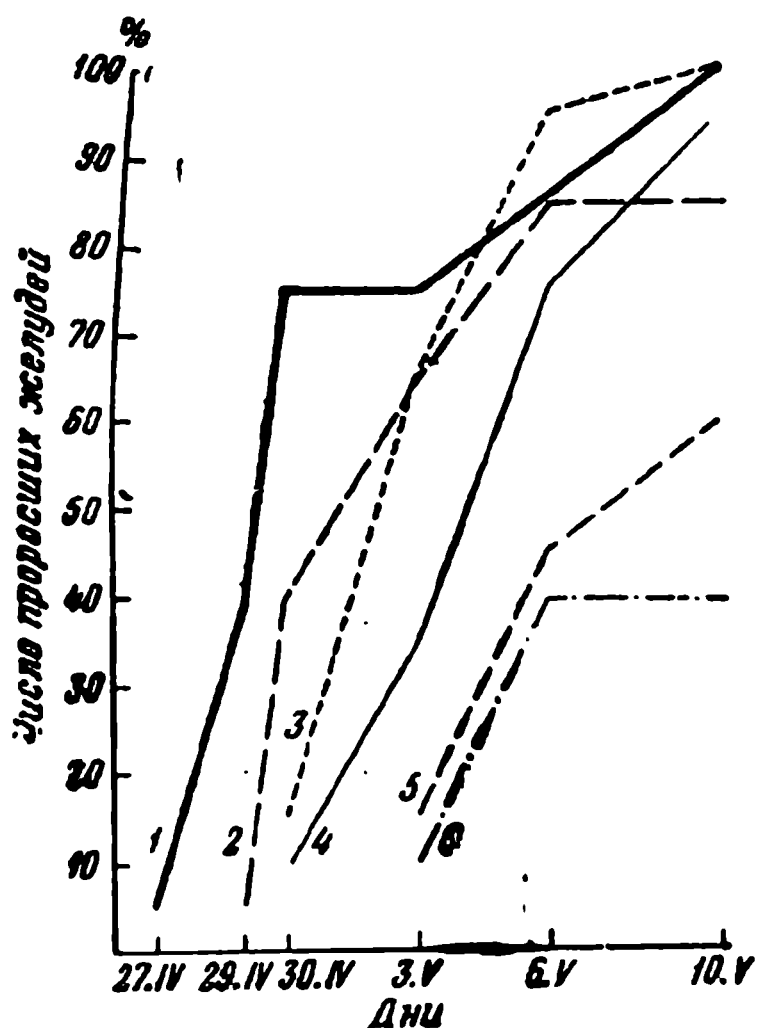


Рис. 3. Влияние стерилизации и удаления плодовой оболочки на прорастание наклюнувшихся желудей

1 — стерилизованные, без плодовой оболочки; 2 — нестерилизованные, без плодовой оболочки; 3 — стерилизованные, без плодовой оболочки и пролежавшие 24 часа на воздухе; 4 — нестерилизованные, без плодовой оболочки и пролежавшие 24 часа на воздухе; 5 — нестерилизованные, с плодовой оболочкой, неклюнувшиеся; 6 — стерилизованные, с плодовой оболочкой



В опытах Пушкинской (Мишустин, Пушкинская, 1961) двух-летние сеянцы сосны, выросшие из стерилизованных хлорной известью семян, характеризовались большей высотой и сухим весом сеянцев по сравнению с необработанными.

Одним из преимуществ хлорной извести является безвредность для людей, что позволяет ее широкое применение в полевых условиях и в производственных опытах.

### **МЕТОДИКА УЧЕТА ИНТЕНСИВНОСТИ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ**

Несмотря на то, что все работы по микотрофии растений связаны с учетом микоризообразования, до сих пор единых стандартных методик этого учета в литературе не существует. Исследователи пользовались как разными методами учета микориз, так и различной оценкой интенсивности микоризообразования.

Одни исследователи полагали, что учет микориз можно производить невооруженным глазом по внешним признакам: укороченности корешка и наличию вокруг него грибницы (Высоцкий, 1912, 1929; Адамович, 1935; Бараней, 1939, 1940; Лисин, 1949; Гельцер, 1949; Рунов, 1952, 1955).

Другие считали, что определение микориз невооруженным глазом может привести к ошибкам в подсчетах и предлагали пользоваться для определения микориз лупой или микроскопом (Лобанов, 1952а, 1953; Ванин и Ахремович, 1952).

Подсчетом микориз под малым увеличением микроскопа или под лупой пользовались Красовская и Смирнова (1950), Красовская (1952а, 1952б), Эглите (1955) и Лобанов (1953). Возняковская (1952) учитывала микоризу по внешнему виду и при помощи поперечных срезов под микроскопом.

Если все перечисленные авторы определяли только наличие микориз, то Ванин и Ахремович, кроме наличия чехла и степени его развития, учитывали также степень развития корневых волосков и наличие гиф грибов, образующих псевдомикоризу.

В оценке интенсивности микоризообразования также до сих пор никакой согласованности между учеными не существует. Одни исследователи применяли количественную оценку, другие качественную и, наконец, третьи и ту и другую вместе. Однако даже незначительная разница в методике подсчета микориз может привести к противоречивым результатам.

Хэч (1937), Мелин (1927), Эглите (1955), Бьörкман (1942) подсчитывали все корешки (микоризные и немикоризные) размером до 5 мм длиной на корневой системе каждого сеянца и выражали интенсивность микоризности в процентах микориз по отношению к немикоризным корешкам. Хэч применил два мето-

да учета микоризных корешков: 1) самих микоризных корешков, причем коралловидная или вильчатая микориза считалась за одну микоризу, и 2) отдельных кончиков, слагающих коралловидную или вильчатую микоризы, которые принимались за самостоятельные. Харли (1959) указывает, что полученные по обоим методам Хэча данные не только неравноценны, но противоречат друг другу. Хэч, пользуясь первым способом подсчета, а Бьörкман вторым, при определении влияния интенсивности света на микоризообразование пришли к совершенно противоположным выводам. По данным Хэча, влияние света сказалось отрицательно на микоризообразовании, по данным Бьörкмана, — положительно.

Венжер (Wenger, 1955) производил измерение общей длины корня и считал все микоризы или микоризы у наудачу выбранных сегментах корня. Первый случай автор применил к сеянцам, имеющим небольшую корневую систему.

Ричард (Richards, 1961) также относительную микоризную инфекцию у сосновых сеянцев выражал как процент микориз к общему количеству сосущих корешков, но подсчет производил вначале под стереоскопическим микроскопом с увеличением в 12,5 раза, а после приобретения навыка — под бинокулярной лупой. Красовская и Смирнова (1950) и Красовская (1952а) применили смешанный способ, производя подсчет микориз и выражая его в баллах. Авторы брали с 15 растений боковые корни 1-го порядка со всеми разветвлениями (пряди) в количестве 80—100 шт. на вариант и учитывали на них, пользуясь кусочками корня длиной 5 см, количество микориз. При наличии на пряди от одной до четырех микориз давалась оценка «мало»; более четырех — «много» и свыше восьми-деяти — «очень много». Впоследствии Красовская (1952б) несколько изменила методику и учитывала корни только с 12 растений. С каждого растения отрезалось по 15 прядей, которые все проглядывались под микроскопом. Оценка «мало» ставилась при наличии пяти-восьми микориз на прядь; «очень много» — восьми микориз и более.

Пушкинская (1952) учитывала микоризу по балльной оценке. Она срезала с выбранных ею наудачу корней 3-го и 4-го порядков все мелкие разветвления, а те, в свою очередь, разрезала на кусочки длиной 0,1—1 см и из средней пробы последних делала десять препаратов. Наличие микориз в девяти-десяти препаратах оценивалось автором баллом 5, в семи-восьми — баллом 4, пяти-шести — баллом 3, трех-четырех — баллом 2 и в одном-двух — баллом 1.

Интенсивность образования микоризы большинство авторов определяло по качественной балльной оценке, применяя 3-, 4- и 5-балльную градацию. Красовская пользовалась 4-балльной системой. В основном же оценка производилась по 5-балльной

градации (Мишустин, 1951, 1955а; Самцевич, 1955; Лобанов, 1953; Крангауз, 1955; Малышкин, 1955а). Следует указать, что глазомерная оценка дает довольно пестрые результаты. Например, если Петреску и Джорджеску (Petrescu и. Georgescu, 1955), определяя по 3-балльной системе, считали развитие микориз при наличии  $\frac{1}{3}$  микориз слабым, при  $\frac{2}{3}$  средним, а при  $\frac{3}{3}$  обильным, то те же самые определения у Самцевича означали: слабое при наличии менее  $\frac{1}{3}$ , среднее от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{1}{2}$  и обильное при  $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{3}$  микоризных окончаний.

В процессе нашей работы мы пришли к заключению, что степень учета микоризности сеянцев в полевых и вегетационных опытах следует определять различными способами. Принципиальные вопросы обычно разрешаются в лабораторных и вегетационных опытах, и, естественно, они предшествуют полевым испытаниям. В данном случае учет степени микоризности необходимо проводить более тщательно. В этих случаях рекомендуется подсчитывать не только микоризы, но и все микоризные окончания корневой системы каждого сеянца, предварительно проверив для каждого варианта на анатомических срезах отдельных корешков наличие чехла и сети Гартига. Более точное представление можно получить при подсчете, помимо микориз, всех со-  
сущих корешков и выразить степень микоризности по соотношению между ними.

В полевых условиях, где участвует большое количество сеянцев, особенно в возрасте старше трех лет и более, вести подсчет указанным способом не представляется возможным. В данном случае рекомендуется учет микориз проводить в основном невооруженным глазом, определяя степень микоризности по 3-балльной системе. Значение баллов, которыми мы, а также и другие авторы (Рунов, 1952, 1955; Бараней, 1939, 1940; Ванин и Ахремович, 1952) пользовались, следующее: 0 — полное отсутствие микориз; 1 — наличие отдельных микориз; 2 — около половины корней первого порядка несут на своих разветвлениях микоризы; 3 — микориза присутствует на разветвлениях более чем у половины корней 1-го порядка.

Часть характерных микориз следует зафиксировать. Рекомендуется также, особенно в вегетационных и лабораторных опытах, отмечать цвет микориз, форму (клубневидная, коралловидная, булабовидная, вильчатая и т. д.), толщину и строение чехла (гладкий, растрепанный и пр.).

Чехол у темноокрашенных микориз хорошо различим в обычной водопроводной воде. Светлые микоризы следует подкрашивать 0,1—0,5%-ным раствором нейтральной красной в водопроводной воде (щелочная реакция), который хорошо вырисовывает грибной чехол и образующие его гифы. Рассматривать следует только в воде. Петреску и Джорджеску (1955) рекомендуют кипячение микоризных окончаний в 25%-ном

КОН в течение 2—3 час. Цвет микориз, а также учет их лучше определять на свежем материале.

Учет эндотрофных микориз, которые характеризуются отсутствием грибного чехла и наличием корневых волосков, даже и под микроскопом затруднен, поэтому при подсчете их необходимо делать срезы с корешков.

Эктотрофные и экто-эндотрофные микоризы нетрудно отличить и по внешним признакам, характерными особенностями которых являются не только укороченность и утолщенность, но и хрупкость. Микоризы, помещенные на предметное стекло, легко раздавливаются при слабом нажатии на них покровным стеклом или ланцетом. Применяя этот способ, можно распознать микоризу и при начальной стадии развития грибного чехла, но уже имеющую сеть Гартига. Нарушить целостность немикоризных корешков таким способом никогда не удастся. Другие признаки микориз, как отсутствие корневых волосков и наличие грибного чехла, не всегда являются характерными. В неблагоприятных условиях существования сосущие корешки у сеянцев дуба не имеют корневых волосков, а вся поверхность пробковееет. Такое явление наблюдалось нами у сеянцев дуба, выросших на солонцеватых солонцах и при сильной засухе. В этих случаях можно наблюдать обрастание корешков грибом, но последний не вступает с ними в симбиоз. Дихотомическое ветвление сосущих корешков сосны также не обязательно связано с образованием микоризы.

Во избежание ошибок при учете микориз невооруженным глазом надлежит иметь представление о наличии псевдомикориз и об образовавшихся микоризах, что достигается просмотром перед учетом корневой системы у части растений под микроскопом. Это тем более необходимо в случаях, когда наличие обильной микоризы не сочетается с хорошим ростом сеянцев. Кроме того, микоризы в зависимости от почвенных условий могут принимать необычную для них удлиненную форму, например при недостатке в почве легко доступных азотистых соединений (Мелин, 1925). Псевдомикориза впервые была описана Мелином (1917, 1921) у сосны. Отличить псевдомикоризу невооруженным глазом трудно только от черной микоризы. Отличительные признаки псевдомикоризы: черный цвет, отсутствие корневых волосков, сети Гартига, а также полное или почти полное отсутствие грибного чехла. Клетки коровой паренхимы никогда не бывают гипертрофированы, и проникшая в них грибница развивает довольно компактную характерную псевдопаренхиму. Робертсон (Robertson, 1954) указывает еще на отсутствие переваривания гиф гриба внутри клеток коры. По данным Робертсона, псевдомикориза у сосны чаще наблюдается около вершины и основания растущего корня.

Доминантным грибом, участвующим в образовании псевдо-



микоризы, Робертсон (1954) и Харли (1948) считали *Mycelium radicis atrovirens*, наблюдающийся и на поверхности здоровых с виду длинных корней. Патогенность *Mycelium radicis atrovirens* Робертсон демонстрировал образованием псевдомикоризы на корнях сеянцев сосны в чистой культуре. Ученый считает гриб факультативным паразитом, способным нападать только на отмирающие или отмершие корни. Грибы, образующие псевдомикоризу, часто образуют второй чехол на обычной микоризе. Бьörкман относит такие микоризы к типу Da.

При учете степени микоризности сеянцев очень важно знать время наиболее интенсивного развития микориз.

Начало образования микориз у однолетних сеянцев дуба в полевых условиях приурочивается обычно к первой половине августа и обильного развития достигает в сентябре-октябре месяцах.

Образование микориз в полевых условиях происходит неотипно и лимитировано главным образом климатическими и почвенно-экологическими условиями, из которых основная роль принадлежит температуре и влажности [Лобанов, 1953; Щербакова, 1955; Хэгкайло (Hagskaylo, 1957)].

Власов (1952а) к этим факторам добавляет еще агротехнику и количество микоризообразующих грибов, имеющих в почве.

При благоприятных условиях развитие микоризы у дуба может начаться и в июне и июле месяцах. Частухин (1954), Трубецкова и Михалевская (1955), Мёллер (Möller, 1903) наблюдали образование микориз у сосны в апреле-мае месяцах. В условиях естественного леса появление микориз в зависимости от географических и метеорологических условий может начинаться с конца апреля и при достаточной влажности наблюдаться в течение всего лета (Ситникова, 1952, 1953).

Формирование микоризы начинается раньше всего в самосевах, затем в питомниках. В степных почвах (Михович, 1952; Лобанов, 1953) оно наблюдается позже и происходит менее интенсивно. Лобанов также указывает, что на лесных подзолистых почвах микориза появляется раньше, чем в черноземах, а в последних раньше, чем в каштановых.

По данным Микола (Mikola, 1955), микориза быстрее начала образовываться в лесной почве. Красовская (1952б), Малышкин (1955а, 1955б), Власов (1952а), Смирнова (1959) и Трубецкова и Михалевская (1955) установили связь между появлением корней 3-го и 4-го порядков и образованием микоризы у дубовых сеянцев. Трубецкова и Михалевская пишут, что образование микориз у дуба может начаться сразу же после развития корневой мочки. Харли и Клауез (цит. по Харли, 1959) и Губерман (Huberman, 1940) наблюдали образование микоризы у сосны после появления первых игл, а у лиственницы Губерман (1940) после первой пары листьев.

Дж. Вильсон (цит. по Харли, 1959) считал, что образование микориз у бука начинается после окончания роста корней и ствола, в период накопления сухого веса, и оканчивается с потерей листьев. В это время увеличивается и количество сосущих корешков. Интенсивное микоризообразование связано также с активным ростом корней и микоризообразующих грибов (Мазуи, 1927; Шемаханова, 1959а).

Лобанов (1947, 1949а) и Ситникова (1952, 1953) связывают появление микоризы с периодом весеннего и осеннего максимумов роста корней деревьев. По данным Лобанова, рост корней и образование сосущих корешков начинается весной при температуре поверхностных слоев почвы, равной 6—7°, а образование микоризы несколько позднее при температуре 10—11°. Имеют большое значение и биологические особенности самих древесных пород. Данные Лобанова впоследствии были подтверждены Щербаковой (1955). Развитие микоризы при 8° наблюдали Трубецкова и Михалевская (1955).

Мазуи (1927) пришел к выводу, что каждый вид микоризы имеет свой период процветания.

Робертсон (1954) считает, что достаточно производить учет только микоризных растений, так как предполагает, что заражение грибом происходит лишь один раз на ранних стадиях развития сеянца. Количество же образовавшихся микориз на сеянце указывает лишь на скорость распространения мицелия по данным корешкам.

Однако для полной картины интенсивности процесса развития микориз необходимо учитывать не только количество сеянцев с микоризой, но и количество микориз на сеянцах. К сожалению, некоторые авторы применяли только один из способов учета. Не всегда известно, пользовались ли авторы, выводя средние данные, при учете микориз пересчетом на все растения или только на сеянцы с микоризой. В то же время неправильный пересчет может дать неточное представление существующего положения. Мы считаем правильным производить пересчет только на сеянцы с микоризой.

Помимо учета интенсивности микоризообразования, необходимо также правильно оценить действие микоризообразующих грибов на растение-хозяина. В данном случае очень важно выделить черты четкого различия между микоризными и немикоризными сеянцами. В лабораторных и вегетационных опытах оценка производилась по внешним признакам и при помощи различных физиологических и биохимических методов. В последних случаях учитывалось: а) количество азота, фосфора и калия, поглощенного сеянцами или накопленного только в листьях и хвое (Гельцер, 1952а; Петреску и Джорджеску, 1955; Хэч, 1936а, 1937; Мак-Комб, 1943); б) количество хлорофилла (Шемаханова, 1955а); в) величина адсорбирующей корневой

поверхности (Хэч, 1936а); г) величина рабочей и общей поглощающей поверхности корней (Шемаханова, 1955а); д) способность к разложению и поглощению органических соединений (Мелин, 1925) и труднодоступных минеральных соединений (Эглите, 1956а, 1958).

В полевых опытах указанные оценки, за исключением определения количества азота и фосфора в листьях и хвое (Гельцер, 1951а), не применялись, и воздействие микоризообразующих грибов учитывалось по внешним признакам.

По литературным данным отсутствие микоризы на корнях сеянцев сосны, дуба и лиственницы сказывается: 1) в меньшей величине сеянцев и в слабом развитии корневой системы; этим критерием пользовалось большинство авторов и среди них Лисин (1949), Власов (1955), Федотова (1956), Рунов (1955), Янг (Young, 1936), Хэч (1936а), Мелин (1917), Анонимус (Anonymus, 1931), Власов (1952а, 1955), Гельцер (1952б), Сobotка (Sobotka, 1955а), Церлинг (1958) и др.; 2) в изменении цвета ассимилирующего аппарата у сосны, лиственницы и дуба (в бурый, красноватый) и раннем пожелтении, засыхании и опадении листьев у дуба осенью [Гельцер, 1952б; Рунов, 1955; Лисин, 1949; Церлинг, 1958; Эглите, 1955; Власов, 1952а; Петреску и Джорджеску, 1955; Кессель (Kessel, 1927); Анонимус, 1931; Янг, 1936; Хэч, 1936а]; 3) в большом отпаде сеянцев (Высоцкий, 1902; Власов, 1952а, 1955, 1956; Рунов, 1955; Федотова, 1956; Лисин, 1949; Церлинг, 1958); 4) в раннем образовании зимних почек и сортности сеянцев (Кальметьев, 1956).

Микоризные сеянцы сосны, лиственницы и дуба характеризуются, наоборот, более развитыми надземной частью и корневой системой, более развитым ассимиляционным аппаратом, темно-зеленого и зеленого цвета, меньшим отпадом сеянцев и лучшим выходом сеянцев, пригодных для посадки. Поэтому при оценке сеянцев в полевых опытах в первую очередь следует учитывать высоту, диаметр и количество листьев, в конце опыта и в процессе развития — количество взошедших и отпавших сеянцев, начало образования зимних почек и количество пожелтевших сеянцев. В конце опыта желательно также учесть количество и высоту лучших сеянцев. Результат нужно выражать в средних числах на 1 га. Так как измерения не всегда соответствуют количеству накопленного сухого вещества, то там, где это возможно, рекомендуется учитывать сухой вес листьев, стволика и общий сухой вес самых крупных сеянцев.

Как видно из изложенного, при учете интенсивности образования микоризы царит полнейший беспорядок. Методик учета, за исключением написанной Власовым (1952б) для мелкоделяночных и полевых опытов, нет. Оценить эту методику по достоинству очень трудно, так как ею, кроме самого автора, по-видимому, никто не пользуется. Однако недостатком методики Власова

является отсутствие способа учета микориз. Мы считаем, что для упорядочивания дальнейших работ по микотрофии и получения сравнимых результатов необходима единая стандартная методика, которая должна быть выработана совместными усилиями ученых, работающих в этой области.

## **ВЫДЕЛЕНИЕ И КУЛЬТИВИРОВАНИЕ МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ**

### **Выделение микоризообразующих грибов из базидиоспор**

Интерес к грибам-микоризообразователям древесных пород возник после появления работы Франка (Frank, 1885a) о микоризах *Cupuliferen*. Большое значение имела также высказанная им гипотеза о полезной роли в этом симбиозе грибов (Франк, 1888). Недостаточность одних наблюдений в природе для определения состава микоризообразующих грибов ощущалась уже в 1885 г. В своей работе Воронин (1885) указал, что точное определение микоризообразующих грибов возможно лишь при получении плодовых тел в культуре. Последние он мыслил получить путем соединения спор или мицелия гриба, выделенного из микориз с корнями растений.

В принципе для получения чистых культур грибов-микоризообразователей можно пользоваться плодовыми телами, микоризами и спорами.

В то время как базидиоспоры большинства капрофильных, ксилофильных и почвенных грибов, разлагающих подстилку, прорастают без особых затруднений, базидиоспоры типичных почвенных макрофитов, из которых многие являются микоризообразователями, как правило, прорастают с трудом.

Работы по проращиванию спор гименомицетов микоризообразователей или предполагаемых микоризообразователей, проведенные в лабораторных условиях, в подавляющем большинстве безрезультатны. Единственная крупная монография по проращиванию спор шляпочных базидиомицетов, являющихся микоризообразующими грибами, принадлежит Фризу (Fries, 1943a), причем в результате многочисленных опытов он пришел к положительным результатам.

Базидиоспоры представителей *Lactarius*, *Russula* и *Amanita* пытались прорастить Вандендрис (Vandendries, 1933), Эйдам (Eidam, 1875), Брефельд (Brefeld, 1908); споры *Lactarius* Книп (Knier, 1913); споры видов *Hydnum* Брефельд (1908) и Модесс (1941); *Cortinarius* Вандендрис (1933); *Paxillus* Кул (Cool, 1912) и *Russula* Брефельд (1908).

Больше всего работ было посвящено представителям рода *Boletus*. Среди авторов можно упомянуть Эйдам (1875), Дугга-



ра (Duggar, 1901), Брефельда (1908), Фукса (1910, 1911), Кула (1912), Левина (Levine, 1913), Ромелла (Romell, 1921), Мелина (19226), Гаммарлунда (Hammarlund, 1923) и Фриза (1941, 1943a). Однако, за исключением Гаммарлунда, который в трех случаях получил прорастание базидиоспор у *Boletus elegans*, Фукса, наблюдавшего прорастание у *Lactarius deliciosus* и *Hydnum imbricatum*, и Фриза — у представителей *Boletus*, *Hydnum*, *Amanita* и *Rhizillus*, ни одним автором прорастание базидиоспор не наблюдалось. Опыт же Гаммарлунда, как указывает Фриз (1943a), вновь повторить не удалось.

Немного лучше обстоит дело с представителями рода *Tricholoma*. Брефельду из шести видов удалось прорастить один *Tricholoma sordidum*, который по данным чистых культур не является микоризообразователем. Фукс (1910, 1911) прорастил споры *Tricholoma bicolor*, *Tr. album*, *Tr. personatum*, из которых последний также немикоризообразователь. Лучших результатов добился Фриз, проращивший девять видов *Tricholoma*, шесть из них принадлежали к микоризообразователям. По данным Фриза (1943a), базидиоспоры многих *Tricholoma* прорастают на обычных агаровых средах, а некоторые даже в дистиллированной воде.

В своих опытах исследователи использовали разнообразные условия и среды. Брефельд в основном употребил природные субстраты, представляющие собой декокт из навоза или экстракты из частей растений. Фукс (1910) применил хлеб, питательную кислую желатину, гумус и попеременное чередование тепла и холода. Модесс, проращивая споры различных видов *Hydnum* и *Geaster*, воспользовался различными твердыми и жидкими средами, замораживанием и вымачиванием в дистиллированной воде. Больше всего варьировали условиями Гаммарлунд и Фриз.

Гаммарлунд, например, использовал различные химически чистые вещества, сложные соединения, растительные субстраты, температуры, интенсивность света и даже всевозможные штаммы грибов, собранные в разных местах Швеции.

Проращиванием спор микоризообразующих грибов в условиях, более или менее близких к естественным, занимался Ключник (1952), помещавший свежесобранные споры между двумя предметными стеклами, которые закапывал в почву на глубину 5 см. Фриз разнообразный набор сред использовал только для проращивания базидиоспор у представителей *Boletus*. В данном случае он применил растительные экстракты: еловую хвою, березовые листья, сок красной смородины, бобовый, дрожжевой экстракты, коровье молоко, маннит, сорбит, гумусовую кислоту, органические кислоты (лимонную и щавелевую), казеин, лейцин, пептон, адермин, гетероауксин, мочевины и различные смеси растворов гетероауксина, анейрина и адермина.

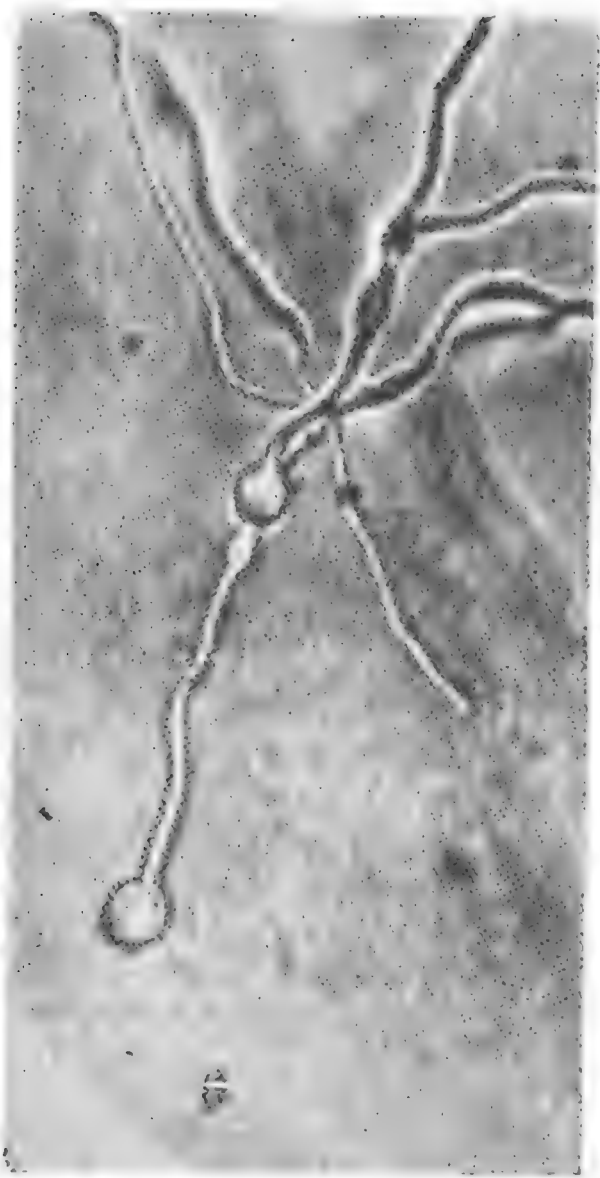


Рис. 4. Прорастание базидиоспор *Boletus granulatus* (По Фризу, 1943а)

Все вышеупомянутые вещества исследовались на фоне агаризованной среды с глюкозой и виннокислым аммонием в качестве источника азота.

Однако и Фриз в данном случае потерпел фиаско. Кроме того, для всех видов грибов Фриз применял агаризованную или желатиновую среды: Хагем (Hagem) и мальц-экстрактовую, но в основном пользовался только твердым мальц-агаром, Хагем-агаром, дрожжевым агаром и водным агаром. В качестве стимулятора прорастания автор добавлял дикие дрожжи и *Torulopsis sanguinea* в количестве от 3—10 колоний на чашку Петри. Наилучшие результаты были достигнуты на мальц-агаре с добавлением *Torulopsis sanguinea*, при помощи которой автор получил прорастание *Paxillus involutus*, *Amanita mappa* и всех исследованных им видов *Boletus*. Но, стимулируя прорастание, дрожжи часто препятствуют дальнейшему росту микоризообразующих грибов.

В свое время Фриз описывал прорастание базидиоспор и образование первоначальных колоний у *Amanita*, *Boletus* (рис. 4), *Tricholoma*, *Paxillus* и *Hudnum*. У видов *Tricholoma* прорастание происходит через ростовой пузырь (Keimblase). Бокор (Bokor, 1958) указывает, что он вырастил из базидиоспор 23 вида микоризообразующих грибов, принадлежащих к родам *Lactarius*, *Hebeloma*, *Cortinarius*, *Scleroderma*, *Russula*, *Amanita* и *Boletus*, главным образом к трем последним.

В последнее время Мелин (1959а) получил прорастание базидиоспор у видов *Russula* при наличии живых корней. Полученный результат автор отнес за счет фактора *M*, выделяемого корнями. Мелин пишет, что не только корни древесных пород (сосна), но и корни томата вызвали прорастание базидиоспор. Корни сосны стимулировали прорастание базидиоспор *Russula adusta* и *R. rosacea*, корни томата *Russula fragilis* и *Russula integra*. Наличие живых корней для прорастания базидиоспор *Russula* было обязательным фактором, в то время как для *Boletus luteus* и *Boletus piperratus* присутствие их только способствовало прорастанию.

Из краткого обзора литературы видно, что прорастить базидиоспоры удалось, в основном, у видов *Boletus*, *Amanita*, *Russu-*

la, Hydnum, Paxillus и Tricholoma. Прорастание базидиоспор у представителей Lactarius и Cantharellus почти никто не наблюдал.

Пытаясь добиться прорастания базидиоспор, принадлежащих к этим родам, а также видам Boletus, Amanita, Paxillus и Russula, мы поставили целую серию опытов, однако полученные результаты были безуспешны.

Базируясь на данных Кауфманна (Kaufmann, 1934), наблюдавшего прорастание базидиоспор различных видов из семейств Agaricaceae и Nodulariaceae только в пределах определенного рН, а также Фриза (1943а), которому удалось получить прорастание спор некоторых видов грибов с *Togulopsis sanguinea*, действие которого, по-видимому, заключалось в снабжении витаминами, были поставлены опыты при различных рН, с витаминами и ростовыми веществами. В последнем случае использовались различные концентрации:  $\alpha$ -нафтилуксусной кислоты,  $\beta$ -индолилуксусной кислоты и  $\beta$ -индолилмасляной кислоты. Из витаминов были применены аскорбиновая, пантотеновая, никотиновая, пара-аминобензойная кислоты, рибофлавин, инозит и различные комбинации этих витаминов. Затем нами были испытаны некоторые аминокислоты (метионин, триптофан) и различные естественные среды (почвы, гуматы, микоризы, семена) и вытяжки из листьев и плодовых тел грибов. Были использованы различные концентрации бензальдегида и гиббереллина, культуральные жидкости из-под микоризообразующих грибов различного возраста и микроорганизмы, выделенные из плодовых тел грибов (дрожжи, бактерии). Для ускорения прорастания спор размягчением эписпория применялась обработка различными растворами органических и минеральных кислот. Проращивались споры при разных температурах и различной относительной влажности воздуха.

Личинки мух, улитки, слизняки и дождевые черви поглощают споры базидиальных грибов (Частухин, 1932). По данным Саппа (Sappa, 1940), Воглино (Vogliano, 1895) и Частухина (1932), споры при прохождении через кишечник не повреждаются и не теряют всхожести. Воглино пишет, что находящиеся в экскрементах слизняков споры *Tricholoma humile*, *Inocybe fascigiala*, *Lactarius deliciosus* и разных видов *Russula*, помещенные в висячую каплю жидкости, взятой из пищеварительного тракта слизняков, энергично прорастают. Саппа указывает, что размягчение эписпория в почве происходит за счет влияния микрофлоры, а не желудочного сока животных.

Наши многочисленные попытки проращивания базидиоспор, прошедших через кишечник личинок мух, развившихся на спорофорах, были отрицательны.

Трудности, сопряженные с проращиванием базидиоспор шляпочных грибов, трактовались различно. Одни ученые относили

их к числу пропативных спор, служащих для быстрого размножения, характерная черта которых — скорая потеря всхожести (Курсанов, 1940). Другие предполагали, что для их созревания требуется длительное время (Брефельд, 1908). Однако споры грибов, не проросшие на 8—14-й день, не проросли и после длительного периода покоя (Фукс, 1910). Фриз (1943а) считал, что базидиоспоры в соответственных для них условиях способны прорасти тотчас же после отделения от базидий. Ученый наблюдал прорастание базидиоспор в благоприятных условиях на 2—4-й день после сбора.

Приведенные данные показывают, что, по-видимому, для созревания базидиоспоры не нуждаются в длительном периоде покоя. По данным Фриза, при хранении всхожесть спор постепенно теряется. Однако некоторые представители рода *Boletus*, как *Boletus luteus*, *Boletus granulatus* и *B. flavidus*, при содержании их в условиях низких температур ( $-10^{\circ}$ ) сохраняют свою всхожесть свыше года.

Сложившееся мнение относительно быстрой потери способности к прорастанию Фриз относит за счет низкого процента всхожести (1%), свойственного этим грибам, что вполне вероятно в связи с огромным количеством базидиоспор, отделяемых шляпочными грибами, цифры которых во время функционирования плодового слоя [Бёллер (Bulger, 1909—1934)] ежедневно выражаются в биллионах и триллионах.

Базидиоспоры микоризообразующих грибов, по-видимому, имеют хорошую всхожесть только при отделении их от плодового слоя, причем с последующим поколением процент жизнеспособных спор постепенно падает. Всхожесть спор быстро теряется и при хранении. К этому мнению нас склоняет также проведенный люминесцентный анализ базидиоспор *Russula* sp., *Russula lepida* и *Amanita muscaria* (обработанных раствором акридин оранжеский). Только что собранные базидиоспоры *Amanita muscaria* имели 94,3% спор, флуоресцирующих зеленым цветом, а пролежавшие в течение двух недель — уже 59%. Базидиоспоры сыроежки через день после сбора содержали 62,3% флуоресцирующих зеленым цветом спор, через два месяца хранения при 82% относительной влажности воздуха — 55,5%; при 48% влажности — 52%, а при 32% — 28% и в сухом состоянии — только 19%. Указанные варианты хранились при температуре воздуха  $4^{\circ}$ . При хранении их при температуре  $14^{\circ}$  процент еще больше снижался. Кроме того, определялась люминесценция у спор, отпадающих от одного и того же плодового тела, во времени. Для этого выкапывали монолиты с плодовыми телами *Russula* sp., *Cantharellus cibarius*, *Amanita muscaria*, которые помещались во влажные условия. Под плодущий слой подкладывали покровные стекла, которые периодически заменялись новыми, а старые просматривались в люминесцентном микроскопе.

Оказалось, что процент отделяемых базидиоспор, флуоресцирующих зеленым цветом, со временем заметно снижался (табл. 4). Остальные базидиоспоры флуоресцировали красным цветом.

Таблица 4

Анализ базидиоспор под люминесцентным микроскопом

| Споры грибов                  | Процент базидиоспор, флуоресцирующих зеленым цветом через |        |       |       |       |        |        |
|-------------------------------|-----------------------------------------------------------|--------|-------|-------|-------|--------|--------|
|                               | 4 часа                                                    | 1 день | 2 дня | 3 дня | 4 дня | 5 дней | 6 дней |
| Cantharellus cibarius . . . . | —                                                         | 67,5   | 49,9  | 44,7  | 36,5  | 21,4   | 19,0   |
| Russula sp. . . . .           | —                                                         | 62,3   | 53,7  | 45,3  | 33,3  | 37,2   | 25,9   |
| Amanita muscaria . . . . .    | 82,3                                                      | 60,1   | —     | —     | 36,0  | —      | —      |

Ввиду того что зеленый цвет обычно связывается с живыми функционирующими клетками, можно полагать, что физиологическое состояние базидиоспор во всех наблюдаемых случаях заметно изменялось.

**Выделение грибов-микоризообразователей из микоризных окончаний и ризоморф**

Методика выделения грибов из микоризных окончаний древесных пород разрабатывалась на представителях хвойных.

Впервые попытку выделения грибов из микоризных окончаний сосны произвел Мёллер (1903). Автор никаких антисептирующих средств не применял. Метод его заключался в отмывании корешков в течение длительного времени в водопроводной воде и в раскладывании частей микоризы размерами 3—4 мм на поверхность твердой питательной среды. Одним лишь промыванием микориз пользовались в дальнейшем Фукс (1910), Пекло (Peklo, 1909), Курбис (Kurbis, 1937), Харли и Уайд (Harley a. Waid, 1949, 1955) и Хопкинс (Hopkins, 1954). Каждый исследователь по-своему усовершенствовал методику. Пекло ввел последующее добавочное отмывание дистиллированной водой. Курбис отмывание начал проводить на Шюттель-аппарате, Харли и Уайд применяли отмывание на Шюттель-аппарате с периодической сменой стерильных отмывных вод. Ученые производили до 20 отмывов в течение 2 мин., каждый при 300 об/сек. Размеры отмываемых ими корней 1 см. Однако даже при таком тщательном отмывании авторы не освобождались полностью от сопутствующих микоризам грибов.

Хопкинс (1954) применил для этой цели центрифугу. Автор вначале помещал микоризы в небольшую трубку, нижний конец которой был затянут муслином, а верхний закрыт ватой. Трубка ставилась нижним концом в центрифужную пробирку с нали-



тым в нее небольшим количеством стерильной воды и трехкратно центрифугировалась при 7500 об/мин, после чего микоризы добавочно освобождались от оставшихся прилипших частиц сильным последовательным встряхиванием в двух пробирках со стерильной водой.

Антисептирование микориз при выделении грибов впервые применил Мелин (1921, 1922б). Автор описал методику выделения (1936) из клубневидных и вильчатых микориз сосны. Мелин рекомендовал тщательно отмывать микоризы в воде и стерилизовать раствором сулемы (1 : 1000) или хлорной извести (5%). Отмытые микоризы разрезались на кусочки и высевались в количестве не более 10 шт. в чашки Петри на стерилизованный через свечу Шамберлена мальц-агар. В связи с различной толщиной чехла у разных микориз режим стерилизации в каждом отдельном случае был неодинаков и устанавливался экспериментально. Мелин выделил микоризообразующие грибы при стерилизации сулемой в течение 15—20 сек., а хлорной известью 1 мин. При таком способе выделения микоризообразующие грибы появляются не ранее, чем через шесть дней, однако рост их может начаться и через один-два месяца. Идентифицировать микоризообразующие грибы можно по медленному росту. Для характеристики скорости роста микоризообразующих грибов достаточно указать, что Мелин получал колонии только через несколько месяцев. Гифы травяных почвенных сапрофитов обычно появляются на 2—3-й день.

Худяков и Возняковская (1951) применили для выделения из микориз дуба микроманипулятор. В этом случае микоризы вначале отмывались в стерильной воде, затем тщательно растирались в небольшом количестве воды в ступке. Полученная взвесь, состоящая из кусочков гиф и грибного чехла, распределялась по поверхности питательного агара, откуда последние брались при помощи манипулятора и помещались в питательную среду.

Адо (1954) очищала микоризообразующие грибы от плесневых путем многократных пересевов. Наконец, Сланкис (Slankis, 1958a) предложил для стерилизации поверхности корешков специальный аппарат. Впоследствии ученые в основном применяли методику Мелина [Мазун, 1927; Мак-Арл, 1932; Хэч и Хэч (Hatch a. Hatch, 1933); Уайт, 1941; Фриз, 1942; Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949, и др.]. Однако они только в некоторых случаях получали чистые культуры грибов из микориз сосны, ели и дуба.

В наших опытах были испробованы различные питательные среды, в которых варьировали источники азота, витамины, антисептики и режимы стерилизации микориз. Выделение производилось из микориз различного строения (одиночных и вильчатых, с гладкими и растрепанными грибными чехлами) и различного цвета (темноцветных и светлых). Микоризы брались

от однолетних и двухлетних сеянцев. Выделение из микориз производилось в течение всего года. Были введены еще варианты с различным временем отмывания микориз от антисептиков после стерилизации и стерилизация ультрафиолетовыми лучами

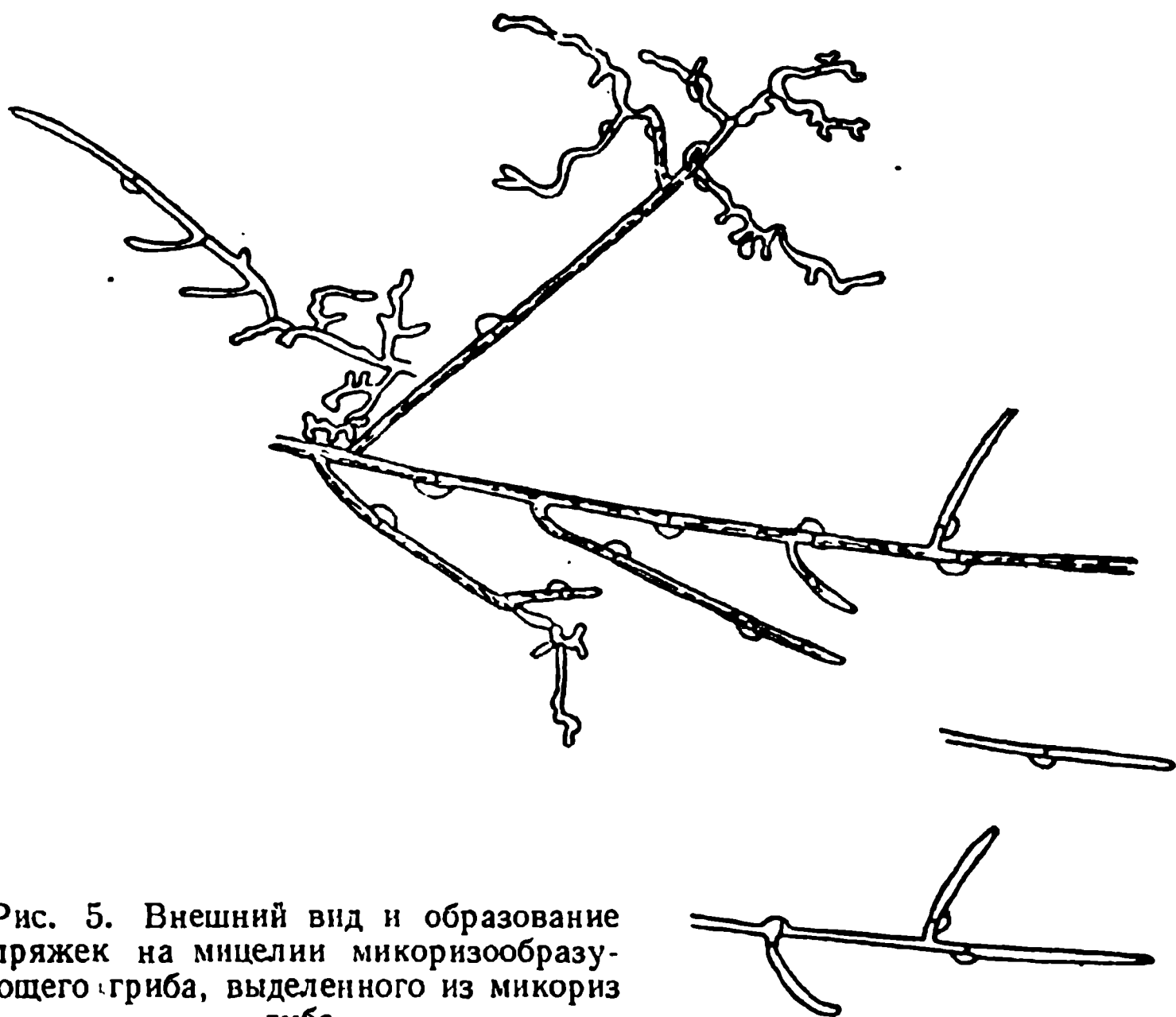


Рис. 5. Внешний вид и образование  
пряжек на мицелии микоризообразу-  
ющего гриба, выделенного из микориз  
дуба

под лампой БУВ-15 (2537 Å). Применялась и совместная последовательная стерилизация ультрафиолетовыми лучами и антисептиками. Критерием наличия микоризообразующих грибов считали наличие пряжек и появление грибницы не ранее 18—20 дней после посева микориз.

Однако, несмотря на целую серию проведенных опытов, положительный результат был получен только при выделении из темноцветных микориз двухлетних сеянцев дуба в июле месяце. Стерилизация была произведена 5%-ным раствором хлорной извести в течение часа и 0,1%-ным раствором сулемы в течение 15 сек. Появление гиф грибов наблюдалось через 18 дней после стерилизации. Рост был чрезвычайно медленным. Развивались толстые, быстро коричневеющие у основания гифы, имеющие многочисленные пряжки. В висячей камере можно было наблюдать развитие грибницы (рис. 5) от грибного чехла, рост гиф и образование пряжек. Особенно характерно было ветвление боковых еще бесцветных гиф.

Получение чистых культур грибов-микоризообразователей из микоризных окончаний древесных растений связано с большими трудностями, среди которых следует указать наличие обильной микрофлоры (бактерии, грибы, актиномицеты), заселяющей поверхность грибного чехла. Указанная микрофлора препятствует выделению грибов-микоризообразователей из микориз и их развитию. Чтобы избавиться от бактерий, необходимо применять подкисленные до рН 3,8—4,5 среды. Среда, богатая питательными веществами, например 7-баллинговое сусло или даже 4- и 2-баллинговое, на которых хорошо растут почвенные грибы, не рекомендуются, так как последние будут серьезными конкурентами для медленно развивающихся микоризообразующих грибов.

При выделении необходимо применять антисептирование поверхности грибного чехла. Время стерилизации зависит от поселяющейся на его поверхности микрофлоры, из которой особенно устойчивыми являются актиномицеты. Длительная стерилизация, когда получается 100% чистых от микрофлоры микориз, обычно связана с гибелью микоризообразующих грибов, кратковременная стерилизация не эффективна. Рассчитывать на выделение грибов-микоризообразователей можно лишь при таком режиме стерилизации, когда после антисептирования не все микоризы остаются совершенно освобожденными от почвенной микрофлоры.

Выделение из микоризных окончаний производилось нами следующим образом: мочки с микоризными корешками тщательно отмывались от приставших частиц почвы; ветвления последнего порядка с сидящими на них микоризами вначале переносились в раствор антисептика, а затем отмывались стерильной водой, причем более тщательно при стерилизации сулемой. Промывные воды сменялись три-четыре раза. В последней промывной воде микоризы отрезались, и каждая переносилась или в пробирки с питательной средой, или в висячую камеру. Все манипуляции велись в стерильных условиях в чашках Петри. Для того чтобы лучше простерилизовать поверхность чехла микоризы от находящейся на нем микрофлоры, перед стерилизацией часто проводилась инфильтрация микориз водопроводной водой, позволяющей удалить с поверхности пузырьки воздуха. В качестве висячей камеры использовались чашки Петри, на крышку которых наносилось до 20 капель. Во избежание высыхания капель на дно чашек наливалась стерильная вода, а сами чашки помещались во влажные условия в эксикатор. Получалась долго невысыхающая многосекционная влажная камера, позволяющая контролировать появление микоризообразующих грибов, их рост и развитие.

При выделении из микориз физиологическое состояние гриба, по-видимому, играет большую роль, особенно степень

его симбиотической связи с растением-хозяином к моменту выделения. Фактор среды, не менее значительный, вступает в свои права только после появления гиф из микоризных окончаний.

Выделение легче производить из микориз, образовавшихся в чистых культурах, так как чехол микориз в этих случаях не имеет побочной инфекции, и надобность в стерилизации отпадает. Из таких микориз легко выделяли грибы Доак (Doak, 1934a), Рейнер и Нелсон-Джонс (1949), Крангауз (1955).

В последнее время Уоркап (Warcup, 1959) удалось из растительных остатков, гиф, ризоморф, корешков, почв пшеничного поля и луга не только выделить, но и получить в культуре плодовые тела грибов-немикоризообразователей из порядка гименомицетов — *Psalliota campestris*, *Lepiota crispa*, *Naucoria semiorbicularis*. Автор применил питательную среду с добавлением 30 мкг стрептомицина.

О перспективности прибавления ауреомицетина в питательные среды для выделения базидиомицетов из почвы пишет и Грамс (Grams). Весьма возможно, что внесение соответствующих антибиотиков в питательные среды создаст условия для выделения микоризообразующих грибов и из микориз.

Выделение чистых культур из грибных тяжей не менее сложно. Стерилизация поверхности тяжей также необходима, так как последняя заражена почвенными грибами. В этих случаях даже кратковременное применение сильнодействующих антисептиков, как сулемы (от 1—5 сек.) или хлорной извести (от 1—5 мин.), приводило к гибели микоризообразующего гриба. Слабые антисептики в виде 0,5%  $\text{KMnO}_4$  от посторонних грибов не освобождали. И лишь при стерилизации под кварцевой лампой было получено развитие микоризообразующего гриба в культуре.

Выделением микоризообразующих грибов из ризоморф занимались также Рейнер и Нелсон-Джонс (1949) и Левизон (Levisohn, 1955). Ученые применили поверхностную стерилизацию погружением ризоморф на 10 сек. в 0,1%-ный раствор соляной кислоты с последующим промыванием в стерильной воде. Рейнер при помощи этой методики выделила в культуру *Boletus bovinus*, Левизон — *Boletus bovinus*, *Boletus scaber* и *Mycelium radicis nigrostrigosum*. По данным Рейнер и Нелсон-Джонса, выращивать культуру из ризоморф удавалось лишь в конце марта.

### **Выделение грибов-микоризообразователей из спорофоров**

Наиболее простой и удобный способ получения чистых культур микоризообразующих грибов — выделение из плодовых тел.

Метод выделения чистых культур гименомицетов из споро-

форов впервые был предложен Брефельдом (1877, 1899, 1904, 1908) и широко применен под термином «культуры из тканей» Дуггаром (1904, 1905) для культуры шампиньонов. Дуггар также пытался получить, но безрезультатно, чистые культуры грибов из рода *Boletus*: *B. felleus*, *B. miniato-violaceus*, *B. peskii*.

Ученые Фальк (Falck, 1902), Матрушо и Костантэн (Matrucho et Costantin, 1896, 1912) и Частухин (1931) воспользовались этим методом для культуры шляпочных грибов. Указанные исследователи работали с обычными разлагающими подстилку сапрофитами, а не симбионтами, поэтому выделение их из плодовых тел и дальнейшее культивирование особых затруднений не представляло. В настоящее время метод выделения из спорофоров с успехом применяется и для других представителей порядка гименомицетов, в частности для трутовиков.

Первым, применившим метод выделения микоризообразующих грибов из спорофоров, был Фукс (1910). Однако выделить чистую культуру микоризообразующего гриба из спорофора удалось лишь Мелину (1922а, 1922б). Им были выделены культуры грибов из родов *Amanita*, *Boletus*, *Cortinarius*, *Lactarius*, *Tricholoma* и *Russula*. Этим же способом в дальнейшем воспользовались и пользуются в настоящее время Мак-Ардл (1932), Мазуи (1927), Хэч и Хэч (1933), Хау (How, 1940), Модесс (1941), Частухин (1931, 1950), Худяков и Возняковская (1951), Хэгкайло (1951), Адо (1954), Сobotка (1954, 1955б, 1955в, 1956а), Микола (1955), Мозер (Moser, 1958а), Шемаханова (1957, 1958, 1959б, 1960).

Особенности выделения из спорофоров сапрофитных шляпочных грибов довольно подробно описал Частухин (1931). Методику выделения из спорофоров на большом количестве шляпочных грибов, среди которых находился значительный процент микоризообразователей, детально разработал Модесс (1941).

Впоследствии много внимания этому методу уделили Мозер (1958а), Микола (1955) и Сobotка (1954, 1955б, 1956а). Однако применяемые ими условия для получения чистых культур часто были резко противоположными. Модесс (1941) рекомендовал только молодые свежие, собранные в сухую погоду, плодовые тела. Эти указания согласуются и с наблюдением других авторов (Частухин, 1931, 1950; Адо, 1954; Мак-Ардл, 1932; Мазуи, 1927). При выделении спорофоров представителей *Gasteromycetales*, по данным Модесса, следует даже брать плодовые тела, не начинавшие еще образовывать спор. Мозер (1958а) пользовался также молодыми еще не раскрытыми плодовыми телами. В то же время Сobotка (1955б) считает, что чистые культуры грибов можно с одинаковым успехом получать как из старых, так и из молодых спорофоров. Автор приводит свои данные, в



которых при выделении грибов им из плодовых тел разного возраста и даже подвергшихся воздействию мороза никакой разницы не обнаружено.

Мак-Ардл придавал большое значение времени сбора. По его наблюдениям, наиболее успешное выделение чистых культур происходит в период максимального появления плодовых тел. Модесс отмечает, что при выделении чистых культур лучше всего пользоваться местом перехода ножки в шляпку, а затем уже самой шляпкой. Сobotка (1955б), наоборот, указывает, что у рода *Amanita* лучшие результаты получаются при выделении из ножки. При одинаковых условиях выделения рост гриба из шляпки достигал 58—85 мм, в то время как из ножки 108 мм. Микола (1955) с успехом выделял чистые культуры из ножки и из места, где ножка прикрепляется к шляпке. Мелин (1922а) считал, что место выделения из спорофоров вообще никакого значения не имеет. *Boletus elegans* одинаково хорошо выделялся у него из шляпки, ножки и из плодового слоя шляпки. К тому же мнению пришел и Сobotка (1956а). Мозер (1958а) предпочитает выделять чистые культуры из плодового слоя шляпки. Частухин (1951) отмечает непригодность для выделения чистых культур гимениального слоя.

Чтобы сократить случаи возможной инфекции при выделении из плодовых тел, применялась также стерилизация поверхности шляпки или другие добавочные операции, например удаление кожицы и плодового слоя (Мазуи, 1927). Хау (1940) предварительно фламбировал, а затем промывал плодовые тела в 0,1%-ном растворе сулемы в течение 1 мин. с последующим ополаскиванием в дистиллированной воде. Сobotка (1956а) только дезинфицировал поверхность спорофоров 0,1%-ным раствором сулемы также в течение 1 мин. Мозер (1958а) рекомендовал проводить выделение не в лаборатории, а на месте сбора. По его данным, процент внесенной инфекции в последнем случае снижался в два раза.

Величина высеваемого инокулюма в основном равнялась 3 или 5 мм (Сobotка, 1956а; Мозер, 1958а). Микола (1955) также предпочитал инокулюмы небольшого размера, мотивируя это меньшей вероятностью внесения инфекции.

Однако и этим методом не все грибы при выделении из спорофоров возможно получить в чистой культуре. Модесс, а также впоследствии и Микола, приводят большой список грибов, которые в культуре не растут. Грибы, которые авторам выделить не удалось, были разбиты на три группы. К первой были отнесены грибы, на перевивочном кусочке которых появляется только небольшой пушок мицелия, быстро прекращающий рост. Длина гиф достигает при этом лишь 1—2 мм. Вторая группа характеризуется присутствием большого количества бактерий в инокулюме, вследствие чего рост полностью отсутствует. У третьей

группы при посеве перевивочного кусочка, несмотря на отсутствие бактерий, рост гриба никогда не наблюдался.

Наличие гриба только на инокулюме без перехода его на питательную среду Модесс объясняет отсутствием в питательной среде веществ, присутствующих в плодовом теле. Однако его попытка, кроме опытов с *Amanita*, получить рост таких грибов добавлением в питательную среду вытяжек из плодовых тел окончилась в общем неудачей.

Модесс считает, что в третьей группе гриб не развивался из-за отсутствия необходимых для него в среде питательных веществ или наличия в ней токсичных соединений.

Пытаясь избавиться от бактерий, населяющих плодовые тела некоторых грибов, Модесс добавлял в питательную среду оксидант (1 : 7 500 000). Эта концентрация яда прекращала развитие бактерий, не влияя на рост грибов. Применяя указанный антисептик, ему удалось получить в культуре гриб *Clitocybe inversa*. Метод этот нам кажется довольно перспективным.

Микола (1955) получал чистые культуры грибов из плодовых тел, зараженных бактериями, перенося на свежий субстрат воздушные гифы, которые, как указывал автор, обычно от бактерий свободны.

В нашей работе был также широко применен метод «культуры тканей». Важным фактором при получении чистых культур из спорофоров мы считаем физиологическое состояние самого мицелия плодового тела, т. е. период, когда гифы находятся в стадии роста, поэтому необходимо применять только молодые плодовые тела и даже еще не раскрывшие своего гимениального слоя. Роль среды является вторым фактором, способствующим дальнейшему развитию и скорости роста грибов.

Выделение чистых культур из спорофоров проводилось по следующему способу: молодое, здоровое плодовое тело, собранное обязательно в сухую погоду и лишенное личинок насекомых (червей), при наличии которых всегда будет иметь место инфекция питательной среды бактериями и грибами, обтиралось с поверхности спиртом и фламбировалось над пламенем горелки.

Для уменьшения процента попадания инфекции извне спорофор не разрезался, а разламывался пополам. Затем из его внутренних тканей острым простерилизованным скальпелем быстро вырезали кусочки плодового тела и переносили их в пробирки с питательным агаром. Величина инокулюма должна быть не менее 5 мм. При маленьком перевивочном кусочке получить рост грибницы никогда не удавалось. Среда подкислялась до pH 3,8—4,5, так как в тканях любого плодового тела находятся бактерии. Ввиду того что в чашках Петри трудно сохранить среду во влажном и стерильном состоянии в течение долгого вре-

мени (период появления молодого мицелия может длиться месяц), выделение производилось в пробирки.

Применяя этот способ выделения, нами были неоднократно получены в культуре следующие гименомицеты: *Amanita muscaria* (Fr.) Hook., *Amanita rubescens* (Pers.) Fr., *Paxillus atromentosus* (Batsch.) Fr., *Paxillus involutus* Fr., *Boletus scaber* Fr., *Boletus versipellis* Fr., *Boletus edulis* Fr., *Tylopilus felleus* (Fr.) Karst., *Boletus subtomentosus* Fr., *Boletus luteus* Fr., *Boletus variegatus* Fr., *Boletus bovinus* Fr., *Lycoperdon gemmatum* Batsch.

Все перечисленные грибы легко выделялись из плодовых тел и особых трудностей для получения чистых культур не было.

Однако некоторые гименомицеты в культуре получить не удалось. Большинство из них относилось к грибам из родов *Russula*, *Cantharellus*, *Gomphidius*, *Cortinarius* и *Lactarius*. Виды *Russula*, *Lactarius*, *Cantharellus* совсем не росли даже на инокулюме. Инокулюмы, выделенные из видов *Gomphidius* и *Cantharellus*, всегда зарастали бактериями. Некоторые виды *Cortinarius* и гриб *Lactarius torminosus* (Fr.) Gray., хотя и были получены нами в культуре, но росли очень медленно и при дальнейшем пересеве погибали.

Срок появления мицелия зависел от рода и вида грибов и мог длиться от трех до четырех недель. Длительный латентный период отмечал и Частухин (1931). Выделение грибов производилось из ножки, шляпки и из места перехода ножки в шляпку. Полученные данные показывают, что перечисленные ранее, легко выделяемые грибы *Amanita muscaria*, *Boletus edulis*, *B. subtomentosus*, *B. variegatus*, *B. luteus* можно получить в культуре из разных мест плодового тела, однако выделение идет лучше из ножки или из перехода ножки в шляпку. Открытый плодовый слой несет на себе много бактерий и дрожжей, что затрудняет выделение из него чистых культур.

Большую роль играла влажность окружающего воздуха и субстрата, а также температура. Рост гриба на инокулюме начинался лишь при относительной влажности воздуха не ниже 82,5%. Лучший рост наблюдался при относительной влажности воздуха, равной 100%. Аналогичные указания встречаем мы и у Модесса (1941, стр. 20), однако у Сobotка оптимальная влажность равнялась 50%. Большое значение имело наличие кристаллизационной воды на поверхности питательной среды, которое способствовало выделению. Оптимальные условия температуры для выделенных нами грибов лежали в пределах 20—22°. При 26—28° скорость выделения из инокулюма замедлялась. Выделение грибов проводилось в июле, августе и начале сентября.

При выделении из плодовых тел применялся ассортимент различных питательных сред. Те грибы, которые легко получались в чистой культуре, росли и выделялись на любой из них.

Трудно выделяемые грибы удалось получить в культуре лишь на некоторых средах. Питательные среды применялись только твердые (агаризованные).

Хэч и Хэч (1933), Хау (1940), Модесс (1941) выделение из спорофоров предпочитали проводить в жидкие питательные среды. Микола (1955) также указывает, что некоторые грибы удалось получить в культуре только на жидких средах. Частухин (1931), Мак-Ардл (1932), Хэгкайло (1951), Худяков и Возняковская (1951), Сobotка (1955б) пользовались только твердыми питательными средами. Наряду со сложными средами с набором витаминов хорошие результаты были получены просто на растворах мальц-экстракта или на синтетической среде с добавлением того же продукта. Микола на синтетической среде с добавлением мальц-экстракта выделил в культуру до 80 разных видов грибов. Хэч и Хэч и Модесс указывают, что получение чистых культур некоторых грибов возможно лишь при использовании среды холодной стерилизации через фильтр Беркефельда.

Мозер (1958а) считает, что после выделения гриба из плодового тела дальнейший его рост зависит от питательной среды. Автор рекомендует в своей работе различные среды для изоляции и для постоянных культур. При выделении из спорофоров Мозер, так же как и Мелин, употреблял среды со слабой концентрацией питательных веществ (8 г мальц-экстракта на 1 л дистиллированной воды).

Худяков и Возняковская (1951) при последующей культуре грибов-микоризообразователей также значительно упрощают состав среды, исключая из нее все витамины, кроме В<sub>1</sub>, и часть микроэлементов (Mn, Mo и B). Рейнер и Нелсон-Джонс (1949) и Сobotка (1955б, 1956а) рекомендуют выращивать грибы попеременно на различных твердых и жидких питательных средах. Добавление 0,5%-ного дрожжевого экстракта значительно улучшало рост.

Мы обычно пользовались агаризованным подкисленным сушлом. Во всех остальных опытах была применена жидкая среда Мелина [Мелин и Нильсон (Melin a. Nilsson, 1950, 1952)] с обязательным внесением тиаминa и источником азота в виде кислого фосфорнокислого аммония.

### **Культивирование микоризообразующих грибов в питательных средах**

Изучению физиологии питания грибов-микоризообразователей в чистых культурах впервые положил начало Мелин (1921, 1925, 1936). В 1923 и 1925 гг. Мелин изучал отношение грибов-микоризообразователей к органическим и неорганическим соединениям азота и углерода. В дальнейшем он совместно с Норк-

ранс и Микола [Мелин и Норкранс (Melin a. Norkrans, 1948); Мелин и Микола (Melin a. Mikola, 1948); Микола, 1948] детально разработали вопрос о значении как отдельных аминокислот, так и всего комплекса, необходимого для развития некоторых микоризообразующих грибов. Впервые Мелин (1925) занялся и изучением влияния кислотности среды на рост микоризообразующих грибов и роли энзимов в их питании. В дальнейшем подробная работа об отношении микоризообразующих грибов к различным рН среды была проведена Модессом (1941). Ферменты довольно подробно изучены Линдеберг (Lindeberg, 1948), Линдеберг и Холмом (Lindeberg a. Holm, 1952) и Норкранс (1950); витамины — Мелином [Мелин и Линдеберг (Melin a. Lindeberg, 1939), Мелин и Норкранс, 1942; Мелин и Ниман (Melin a. Nyman, 1940, 1941) и Мелин, 1953а]. В СССР по физиологии питания микоризообразующих грибов работали Частухин (1929, 1955), Эглите (1955, 1956а, 1956б, 1958), Худяков и Возняковская (1951), Возняковская (1952), Рубин и Обручева (1955).

Изучая рост грибов-микоризообразователей *Boletus variegatus* и *Boletus elegans* на различных источниках углеродистого питания: спиртах (глицерине, манните, дульците, сорбите); жирных кислотах (щелочных солях уксусной и муравьиной кислот); оксикислотах (щелочных солях молочной, яблочной, винной, лимонной кислот); пектозах (ксилозе и арабинозе); дисахаридах (лактозе и мальтозе); полисахаридах (крахмале, декстрине, целлюлозе); глюкозидах (амигдалине, арбутине, салицине); танине; гуматах натрия, Мелин наблюдал лучшее развитие на глюкозе. Из других источников углерода использовался маннит и декстрин (*Boletus elegans* и *B. variegatus*), лактоза и мальтоза (*Boletus variegatus*) и ксилоза (*Boletus elegans*).

Норкранс (1944), Частухин (1953) и Рубин и Обручева (1955) также указывали, что микоризообразующие грибы в чистых культурах предпочитают в качестве источника углеродистого питания только глюкозу и не способны к разложению сложных лигно-целлюлозных соединений (Частухин, 1953) в связи с отсутствием у микоризообразующих грибов соответствующих карбоксилаз (Рубин и Обручева, 1955).

Однако, по данным других ученых, некоторые грибы-микоризообразователи в присутствии глюкозы способны утилизировать крахмал (Микола, 1948) и даже целлюлозу (Норкранс, 1949).

Способность к использованию различных неорганических и органических соединений азота у микоризообразующих грибов более развита. Из неорганических источников азота (Мелин, 1925) микоризообразующие грибы предпочитают аммонийные соединения. Из органических соединений хорошими источниками для некоторых микоризообразующих грибов являются



пептон, мочеви́на, нуклеиновые кислоты (Мелин, 1925, 1959в) и различные аминокислоты (Мелин, 1925, 1954; Мелин и Норкранс, 1948; Мелин и Микола, 1948; Возняковская, 1952).

Хороший стимулирующий эффект на развитие микоризообразующих грибов при прибавлении небольших количеств аминокислот к азотнокислomu аммонiu наблюдал Мелин (1954). Развитию некоторых грибов в питательных средах сильно способствует внесение в качестве азота гидролизата казеина или совместное внесение виннокислого аммония и гидролизата казеина (Мелин и Норкранс, 1948; Мелин и Микола, 1948). По данным Норкранс (1953), стимуляцию роста у видов *Tricholoma* вызывает добавление глутаминовой и  $\alpha$ -кето-глутаровой кислот.

Харли (1959) указывает, что стимулирующий эффект, которым обладают некоторые кислоты трикарбонового кислотного цикла, зависит от многих причин, среди которых, в частности, он называет недостаточность синтеза грибами некоторых аминокислот.

Отношение различных видов микоризообразующих грибов к источникам азота неодинаково. Одни лучше развиваются на нуклеиновых кислотах, другие — на мочеvine. Из продуктов разложения нуклеиновых кислот грибы, выделенные из микориз *Mycelium radicis silvestris*  $\alpha$ , после нуклеиновой кислоты охотнее усваивает гуанидин, а *Mycelium r. silvestris*  $\beta$  — гипоксантин (Мелин, 1925). Микоризообразующие грибы неодинаково нуждаются и в различных аминокислотах (Мелин, 1925, 1953а, 1954; Норкранс, 1950, 1953).

Влияние pH среды на развитие микоризообразующих грибов изучали Мелин (1924, 1925) и Модесс (1941). Оба ученых пришли к аналогичным выводам, что настоящие симбионты предпочитают кислую реакцию среды; в нейтральных средах они растут бедно, а в щелочных совсем не развиваются.

Данные наших опытов также показали, что виды *Boletus*, *Rhizillus* и *Amanita* предпочитают кислый pH среды (рис. 6). Следовательно, склонность к кислым pH среды можно считать общим признаком грибов-микоризообразователей. Оптимум развития лежал в пределах 3,7—4,1, за исключением *Amanita muscaria*, оптимум развития которой был около pH 5,4 (рис. 7 и 8).

О благоприятном действии микроэлементов (бора, меди, цинка, молибдена, марганца и железа) на развитие микоризообразующих грибов указывали Сидери (1950) и Худяков и Возняковская (1951). Сидери наблюдал лучший эффект от внесения бора. Возняковская (1952) особое значение придавала цинку, меди и железу. В наших опытах наблюдалась некоторая стимуляция роста при внесении бора и марганца.

При попытке ускорить выращивание микоризообразующих грибов в питательных средах нами было испробовано влияние

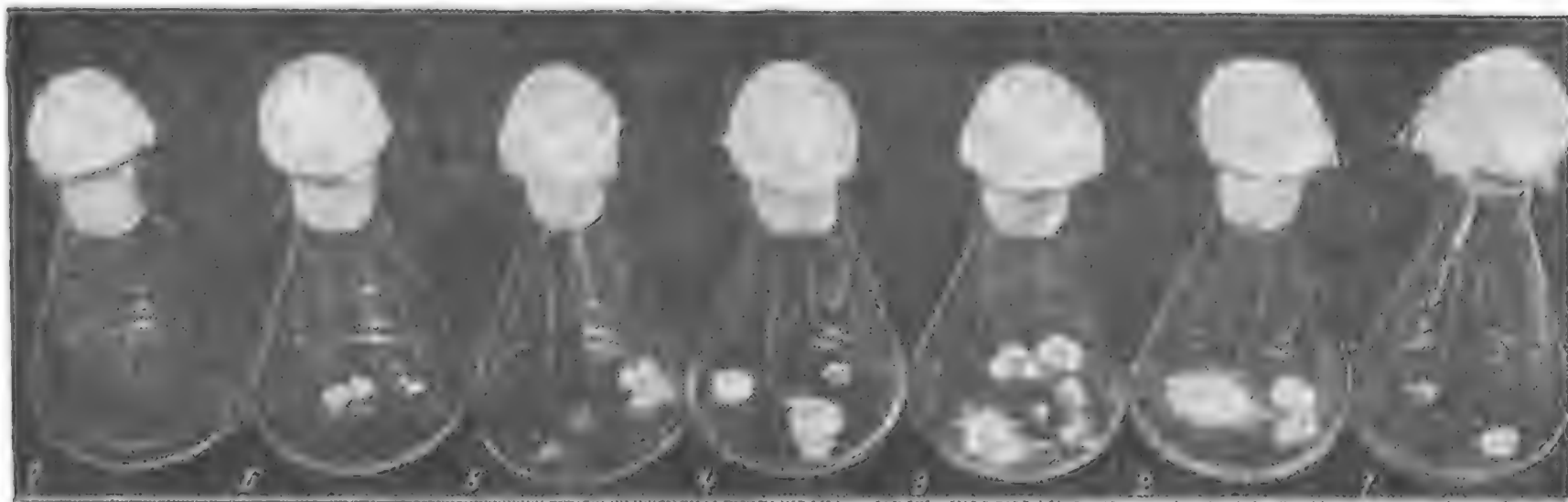


Рис. 6. Влияние pH среды на развитие *Boletus luteus*

1 — pH 3,5; 2 — pH 3,7; 3 — pH 4,1; 4 — pH 5,6; 5 — pH 6,5; 6 — pH 6,9; 7 — pH 7,5

слабых концентраций гуминовых и нафтенновых кислот. По данным Христовой (1951), небольшие количества гуминовых, а также, по данным Гусейнова, Едичаровой и Касимовой (1955), нафтенновых кислот при внесении их в почву оказывали значительное стимулирующее действие на развитие растений. Однако

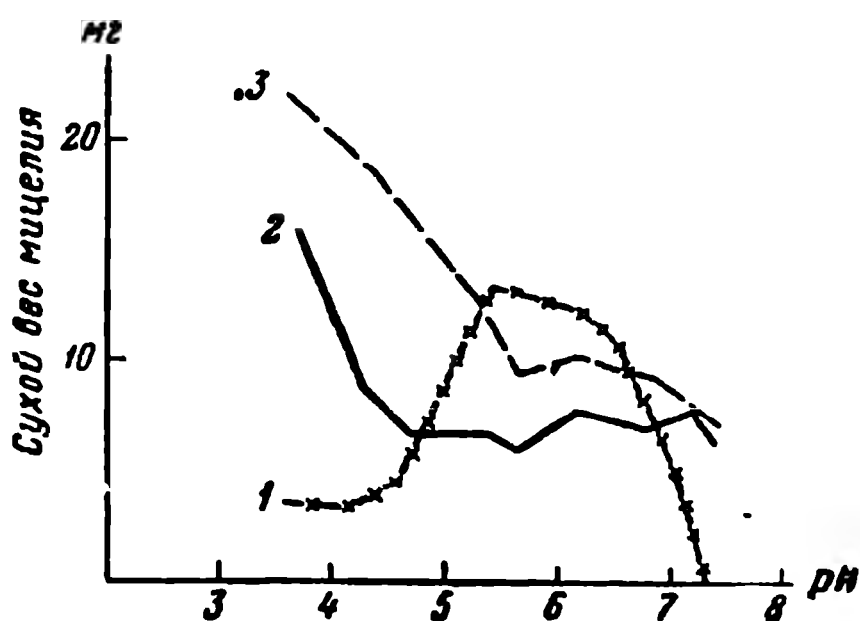


Рис. 7. Влияние pH среды на развитие микоризообразующих грибов

1 — *Amanita muscaria*; 2 — *Boletus edulis*;  
3 — *Boletus luridus*

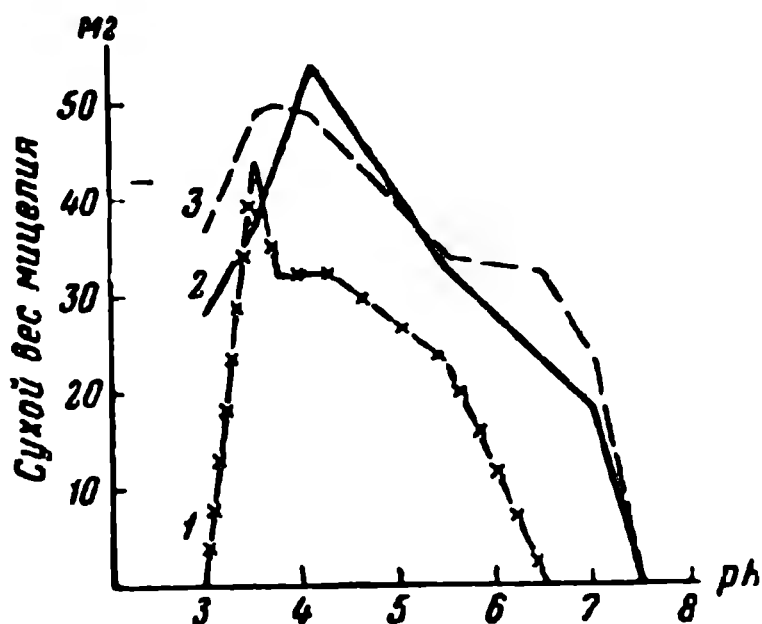


Рис. 8. Влияние pH среды на развитие микоризообразующих грибов

1 — *Boletus subtomentosus*; 2 — *Boletus luteus*; 3 — *Boletus lovinius*

оба внесенных в различных концентрациях вещества не только не стимулировали развитие грибницы, но даже действовали отрицательно. Аналогичные результаты были получены и с гиббереллиновой кислотой при использовании последней в концентрации от 0,01 до 0,0001 %.

В результате проведенных опытов по выращиванию микоризообразующих грибов на искусственных питательных средах у нас сложилось определенное мнение, что нельзя базироваться

на одну стандартную для всех грибов среду, несмотря на ряд общих требований (например, отношение к тиамину и глюкозе), предъявляемых микоризообразующими грибами, так как оптимум роста их на -разных средах будет различным. Например, гриб *Cepeloscypha graniforme* одинаково хорошо развивался на многих аминокислотах, как сложных, так и простых, в то время как *Scleroderma verrucosum* усваивала лучше пептон и цистин. Гриб *Amanita muscaria* для своего хорошего развития нуждался в источнике азота в виде гидролизата казеина и, следовательно, требовал некоторых аминокислот, к синтезу которых не был способен, а *Boletus luteus* довольно хорошо растет и на минеральном азоте  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ , но в то же время сильно гетеротрофен к  $\text{B}_1$ .

## **Глава II**

# **ГРИБЫ-МИКОРИЗООБРАЗОВАТЕЛИ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД**

### **ИДЕНТИФИКАЦИЯ МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ**

Судя по литературным данным, для определения микоризообразующих грибов древесных пород применялось до шести различных способов. Идентификация проводилась по: 1) наблюдениям в природе; 2) гифам грибов, произрастающим в природных условиях; 3) гифам грибов, выращенным в чистых культурах; 4) серологическому методу; 5) методу полустерильных культур и 6) методу стерильных культур.

#### **Идентификация микоризообразующих грибов по наблюдениям в природе и грибным гифам, произрастающим в природных условиях и чистых культурах**

Ввиду того что выделенные из микориз в культуру грибы не образуют плодоношений, позволяющих отнести их к той или иной систематической группе, внимание исследователей, естественно, было привлечено к лесным почвенным макрофитам, приуроченным к определенным древесным породам, что давало основание считать их микоризообразователями.

Выяснению вероятных микоризообразователей сильно способствовали работы по изучению грибных сообществ шляпочных базидиомицетов в лесах [Массар (Massart, 1910); Васильков, 1953, 1955; Зерова и Воробьев, 1950, и др.].

Несомненно, что наблюдения в природе очень показательны. Например, гриб *Cortinarius hemitridus* (Мелин, 1925) следует за березой, как «дельфин за кораблем».

Метод этот самый старый, но как подсобный не потерял своего значения и до сих пор. Некоторые грибы, определенные этим методом, оказались впоследствии типичными микоризообразователями. Среди них, например, можно указать *Boletus*

bovinus и *Lactarius deliciosus*. Следовательно, наблюдения в природе служили исходными пунктами для последующих экспериментальных опытов (Модесс, 1941; Мелин, 1936).

Если вначале ограничивались простой констатацией фактов встречаемости определенных плодовых тел грибов под одними и теми же видами деревьев, то в дальнейшем некоторые ученые начали прослеживать в почве связь между мицелием, отходящим от плодового тела, и микоризными окончаниями.

Впервые на связь грибов (*Elaphomyces*) с эктотрофной микоризой древесных пород обратил внимание Рисс (1880). В дальнейшем Ноак (Noack, 1889) уже писал, что мицелий ряда представителей *Tricholoma*, *Lactarius*, *Cortinarius* и *Geaster* (*G. fornicatus* Fr. и *G. fimbriatus* Fr.) связан с микоризой сосны.

Этим методом также воспользовались Пеннингтон (Pennington, 1908), Мак-Ардл (1931, 1932), Пейронель (Peyronel, 1920, 1921, 1922а, 1922б, 1950), Ключник (1952) и др. Цитированные авторы указывали, что отходящие от плодовых тел гифы или тяжи грибов не только оплетают микоризные окончания, но иногда как бы сидят на них. Поскольку проследить в почве связь мицелия, образующего плодовое тело, с микоризой — довольно трудная задача, некоторые авторы (Пеннингтон) проводили наблюдения с окрашенной грибницей.

Впоследствии Мазуи (1926, 1927) усовершенствовал этот метод, используя монолит почвы с плодовым телом в центре. В данном случае, осторожно отмывая корни, не нарушают связь между грибницей, оплетающей корешки, и плодовыми телами грибов. В этом направлении имеются работы и наших советских ученых (Зерова, 1953, 1956; Зерова и Ефимова, 1953). Однако указанный метод имеет также свои определенные недостатки. Мак-Ардл (1931, 1932) пишет, что даже при наличии всех внешних признаков, указывающих на связь между микоризой и плодовыми телами грибов, они не удостоверяют принадлежность последних к микоризообразующим грибам. Лобанов (1953) также отмечает, что идентификация микоризообразующих грибов по связи с микоризами часто приводит к ошибкам. В качестве примера автор указывает на грибы из рода *Armillaria*, *Geaster* и *Polyporus*, ранее считавшиеся микоризообразователями.

**Идентификация по грибным гифам, произрастающим в природных условиях**, заключается в сравнении между собой микроскопического строения грибниц, отходящих от плодовых тел и от микоризных окончаний. Этим способом пользовались Мак-Ардл (1931, 1932), Ванин и Ахремович (1950, 1952) и Ключник (1952).

Мак-Ардл предложил микроскопировать плодовые тела и микоризы. В результате трехлетних наблюдений автор установил, что гифы грибов, отходящие от плодового тела, и гифы, образующие чехол или проникающие внутрь ткани корня корешков, не тождественны.



Келли (1952) считал, что связь между микоризами и спорофорами может возникнуть в результате вторичного заражения. Однако, по данным Ванина, Ахремович и Ключника, грибница, отходящая от микориз (авторы исследовали сосну и ель), по микроскопическому строению близка к грибницам, отходящим от плодовых тел *Boletus subtomentosus*, *Boletus edulis* и видов *Ammanita* и *Russula*.

Ключник также установил идентичность грибниц, отходящих от подземных частей плодовых тел и микоризных окончаний.

Способ сравнения грибниц, произрастающих в почве, имеет определенный смысл, и как ориентировочный может оказать определенную помощь в идентификации микоризообразующих грибов. Помимо этого, он может оказаться полезным при исследовании распространения микоризообразующих грибов в почве.

**Способ идентификации по грибнице, выращенной в чистой культуре,** заключается в сравнительном изучении и описании мицелия чистых культур, выделенного из плодовых тел и из микоризных окончаний. Советские ученые Крангауз (1955) и Гнутенко и Панкова (1955), испытывая действие чистых культур грибов-микоризообразователей на развитие древесных пород, пытались при помощи этого метода определить происхождение образовавшейся микоризы.

Адо (1954), сравнивая чистые культуры грибов, выделенные из плодовых тел и из микоризных окончаний сосны, лиственницы и ели, считает грибами-микоризообразователями *Lactarius torminosus* L., *Russula lilacea* (Fr.) Quel., *Boletus versipellis* var. *rufescens* Fr. у сосны и *Boletus versipellis* v. *rufescens* Fr. у ели и лиственницы.

За рубежом используется способ Бёллера (1933), заключающийся в выращивании на питательной среде мицелия, выделенного из плодового тела совместно с тем, который желают определить. Образование между гифами анастомоз считается признаком родства. Этим методом воспользовался Мелин при идентификации гриба *M. r. silvestris*, выделенного им из микориз сосны и отнесенного по этому признаку к роду *Boletus*.

### Серологический метод

Серологический метод, разработанный Т. И. Федотовой (1938) для выявления устойчивости растений к фитопатологическим заболеваниям, основан на реакции животных антигенами при введении в кровь инородных белков. Антигены, находящиеся в сыворотке, могут давать определенные биохимические реакции с белками, родственными введенному в кровь антигену.

Для определения грибов-микоризообразователей этот способ применили в своих исследованиях только Ванин и Ахремович (1952). Использование указанного метода, по заявлению

авторов, носило чисто рекогносцировочный характер, однако, опираясь на полученные данные, Ванин и Ахремович пишут, что он может оказать значительную помощь особенно для идентификации чистых культур грибов, выделенных из микориз. Методика, примененная Ваниным и Ахремович, кратко заключалась в следующем: из ножки плодового тела стерильно бралась грибница, высушивалась, растиралась в порошок и вместе с физиологическим раствором вводилась в кровь опытного кролика. Одновременно в кровь другого кролика вводились промытые стерильной водой растертые микоризы. С получением сывороток были поставлены прямые и перекрестные реакции между ними.

Серологический метод в виде капельного был также с успехом применен Дуниным и Поповой (1956) для анализа вирусов в растениеводстве.

Поскольку серологический метод недостаточно разработан, судить о перспективности его довольно трудно, однако в нем есть существенный недостаток. Поверхность микориз всегда заселена разнообразной микрофлорой, и, следовательно, к полученным данным всегда будут примешиваться показания белков посторонних микроорганизмов.

Таким образом, все перечисленные приемы в высшей степени недостоверны, особенно каждый в отдельности, поэтому многие авторы пользовались их комплексом (Клюшник, 1951; Мак-Ардл, 1931; Адо, 1954; Зерова, 1955; Зерова и Ефимова, 1953). Однако как подсобные все приведенные способы имеют определенную ценность, помогая ориентироваться без затраты напрасного труда на вероятных грибов-микоризообразователей, хотя недостоверность каждого в отдельности или даже комплекса их несомненна.

Наши наблюдения показали, что связь между микоризой и спорофором грибницы может быть чисто механической. Наблюдая в вегетационном опыте появление плодовых тел шляпочных, пластинчатых грибов в сосудах с трехлетними сеянцами сосны и дуба после осторожного отмывания, мы обнаружили, что плодовые тела буквально сидели на обросших грибницей корешках. Микроскопирование показало, что именно мицелием этих плодовых тел обрастали корешки. Однако на микротомных продольных и поперечных срезах этих корешков обнаружилось, что обрастание грибницей было чисто поверхностным и не только сети Гартига, но и вообще никакой связи между грибницей и корешками не существовало. Кроме того, часто наблюдается обрастание грибницей опробковевших корешков, не имеющих корневых волосков. Лобанов (1949, стр. 46) при определении микориз в полевых условиях часто сталкивался с опущением тонких сосущих корешков гифами разных цветов, в то время как проникновение их в ткани корня не наблюдалось. Лобанов дал название таким микоризам «ложные микоризы».

## Идентификация грибов-микоризообразователей методом полустерильных культур

Впервые воспроизвести микоризу древесных пород *in vitro* пытались Мёллер (1903) и Пекло (1909). Попытки их окончились неудачей. Ученые работали с чистыми культурами грибов и асептическими сеянцами, и одна из причин постигшей их неудачи заключалась лишь в том, что они воспользовались не грибами-микоризообразователями, а культурами грибов, ничего общего с ними не имеющими. Несмотря на то, что в литературе существовало большое количество наблюдений о совместной встречаемости некоторых шляпочных грибов с определенными древесными породами исследователи применили в своих опытах культуры представителей класса фикомицетов или группы несовершенных грибов. Так получилось у Мёллера, выделившего *Miscog* из микоризных корешков, и у Пекло, который считал *Penicillium* микоризообразователем.

Мелин (1922а) избрал в своих исследованиях другой путь. Он воспользовался опытом Фукса (1910) и применил чистые культуры грибов, выделенные из плодовых тел. Преимущество применения грибов, выделенных из плодовых тел, заключается в том, что исследователь всегда знает, с какими грибами он имеет дело. Кроме того, путем сравнения развития выделенной грибницы с определяемой в питательных средах можно более или менее точно установить идентичность гриба, внесенного в культуру. В настоящее время для идентификации микоризообразующих грибов пользуются почти исключительно культурами, выделенными из плодовых тел.

Большое распространение получил метод «полустерильных культур». Этот способ использовали Янг (1936), Мак-Арлл (1932), Крангауз (1955), Зерова (1953), Зерова и Ефимова (1953), Хэгкайло (1951), Хэч (1936а, 1937), Саппа (1940), Фукс (1910), Морочковский и Радзиевский (1951), Ключник (1952), Валь (Wahl, 1954), Бокор (1958) и др.

При применении этого метода в основном пользовались стерилизованным субстратом и семенами. Заражение производилось чистыми культурами грибов, но в дальнейшем асептичность не соблюдалась. Надземная часть сеянцев содержалась на открытом воздухе, а поверхность субстрата не была защищена от возможной инфекции. Полив проводился нестерилизованной водопроводной или дистиллированной водой (Мак-Арлл, 1932; Хэгкайло, 1951; Крангауз, 1955).

В некоторых случаях стерилизация семян не осуществлялась и применялась только стерилизованная почва (Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949). У исследователей Саппа (1940), Хэча (1936а), Фукса (1910), Мак-Арлла (1932) стерильность соблюдалась, наоборот, еще более строго, и их опыты приближались

к условиям стерильных культур. Например, Фукс (1910) и Хэч (1936а), выращивая сеянцы древесных пород в стерильном субстрате и из стерильных семян, в некоторых опытах изолировали надземную часть стеклянным колоколом.

Интересный способ применил Саппа. Он выращивал вначале в стерильной почве, в сосуде, ограничивающем попадание микоризообразующих грибов, сеянцы дуба (*Quercus robur* var. *pedunculata* Ehrh.). Когда корневая система сеянца достигала достаточного развития, в стеклянные трубки с оттянутым концом помещались корешки дуба с последними разветвлениями, а пространство между ними заполнялось кашицей, содержащей песок с кусочками трюфеля. Величина диаметра трубки позволяла наблюдать за образованием микоризы.

В некоторых случаях подсев гриба проводился не чистыми культурами, а кусочками плодовых тел грибов (Зерова и Ефимова, 1953; Ключник, 1952). Во всех указанных случаях и всеми авторами наблюдалось образование микориз, на основании чего испытанные грибы относились к микоризообразователям. Например, Зерова и Ефимова, подтверждая данные, полученные ими визуально и методом монолитов, указывают, что заражение стерилизованной лесной почвы плодовыми телами дало возможность получить микоризу у дуба с грибами *Scleroderma verrucosum* и *Lactarius insulsus*. Бокор (1958), применяя чистые культуры в стерилизованную почву, получил микоризу у дубовых сеянцев с грибами *Amanita pantherina*, *A. rubescens*, *A. vaginata*, *Boletus edulis*, *B. scaber*, *B. luridus*, *B. subtomentosus*, *Cortinarius collinitus*, *Russula amoena*, *R. drimeia*, *R. cyanoxantha*, *R. fragilis*, *R. lutea*, *R. lepida*, *Scleroderma vulgare* и *Hebeloma crustuliniforme*.

Мы также широко использовали метод полустерильных культур. Общий принцип постановки опыта заключался в основном в применении стерилизованного субстрата и стерилизованных семян. В некоторых случаях стерильность опыта соблюдалась более тщательно, и поверхность субстрата изолировалась от окружающей среды слоем парафинированного песка. Парафинированный песок, насыпанный сверху в сосуд слоем 1,5—2 см, создавал воздухопроницаемый, но не увлажняющийся от субстрата сухой слой, тем самым защищающий от заражения спорами из воздуха нижележащий субстрат.

При изготовлении парафинированного песка нами были испытаны парафины с 48, 56 и 60° точками плавления. Наилучшими следует считать парафины с более высокими точками плавления, так как они при нагревании сверху солнцем не сплавляются и не образуют корки, создавая тем самым лучшую аэрацию этого слоя, необходимую для развития в нижележащем субстрате грибов-микоризообразователей.

В опытах с парафинированным песком полив проводился

стерилизованной дистиллированной водой через стеклянную трубку, помещенную в субстрат и закрытую в течение всего опыта ватной пробкой. В своих опытах мы варьировали многими условиями, которые могли бы способствовать микоризообразованию, а именно: субстратами, кислотностью, временем высева семян, временем подсева культур грибов, возрастом сеянцев, к которым подсевались чистые культуры грибов, возрастом чистой культуры грибов, способом подсева культуры, влиянием интенсивности света, микрофлоры почвы и стерилизации на почву.

Различные примененные нами режимы стерилизации субстратов показали, что все они были достаточны, чтобы освободиться от микоризообразующих грибов, так как в контроле микориза ни в одном случае не образовалась. В то же время наличие микоризы при внесении лесной почвы в вариантах с кварцевым песком, смешанным в разных пропорциях с черноземом, показало, что никаких вредных веществ, препятствующих образованию микориз, в наших опытах нет. Мы только отмечали факт наличия или отсутствия микоризы, но степень ее образования и активность микоризообразующих грибов, по-видимому, могут быть различными в зависимости от применения стерилизованной или нестерилизованной почвы. Во всяком случае Микола (1955) утверждает, что внесение микоризных корешков в автоклавированную почву ускоряло и улучшало развитие микориз, а Левизон (1955) указывала, что мицелий, выделенный из эктотрофной микоризы, наоборот, более активен в нестерилизованной почве.

Однако, несмотря на разнообразие исследованных факторов, образование микоризы у сеянцев сосны наблюдалось только с *Boletus luteus* в опыте с добавлением почвенных вытяжек, отфильтрованных и не отфильтрованных через фильтр Зейтца, содержащемся при 45% от полного освещения, и с *Boletus bovinus* при добавлении почвенной вытяжки, отфильтрованной через такой же фильтр, содержащемся при 100%-ном освещении. Микориза наблюдалась в очень незначительном количестве в виде 5—8 микориз только в двух повторностях опыта. В опытах с дубом такое же незначительное количество образовавшихся микориз было обнаружено при внесении *Boletus subtomentosus* в те же почвы при добавлении почвенных вытяжек, отфильтрованных и не отфильтрованных через фильтр Зейтца.

Обильное микоризообразование было отмечено только у дуба при внесении чистой культуры гриба *Hebeloma crustuliniforme* Fr. (Шемаханова, 1956). Условия поставленного опыта позволяют с полной достоверностью считать *Hebeloma crustuliniforme* микоризообразователем дуба. Гриб *Hebeloma crustuliniforme* относится к классу *Basidiomycetes*, порядку *Hymenomycetales*, семейству *Agaricaceae*. *Hebeloma crustuliniforme* имеет



широкий ареал распространения, встречаясь в Европе, Азии и Северной Америке (Зерова и Воробьев, 1952а). В СССР этот гриб обнаружен в полесье, лесостепи и степи Украины (Зерова и Воробьев, 1952а; Сосин, 1939).

В связи с наличием *Hebeloma crustuliniforme* в степных и полевых почвах [Хорн (Horn, 1933); Зерова и Воробьев, 1952а] можно было бы предположить, что именно этот гриб является пионером-микоризообразователем в посаженных лесных полосах. Произрастание *Hebeloma crustuliniforme* на опушках леса также говорит в пользу этого предположения.

Впервые указание, что *Hebeloma crustuliniforme* является микоризообразователем древесных пород, мы встречаем в работе Хорна (1933). Хорн нашел плодовые тела этого гриба на корнях березы. О том, что *Hebeloma crustuliniforme* является также и симбионтом дуба, описано в работах Зеровой и Воробьева (1952а), Зеровой и Ефимовой (1953) и Бокор (1958).

Изучая состав микоризообразующих грибов в искусственных насаждениях степи, Зерова и Воробьев (1952а) установили, что плодовые тела гриба *Hebeloma crustuliniforme* связаны гифами с корнями дуба. Указанные исследователи в своих наблюдениях применили метод монолитов Мазуи (1927). Как указывалось, метод Мазуи, основанный на прямых наблюдениях в природе, часто приводит к ошибочным выводам, так как гриб может оплести уже образовавшуюся микоризу и, следовательно, связь с корешками растений может возникнуть в результате вторичного их заражения.

Образование плодовых тел *Hebeloma crustuliniforme* в лесной почве при выращивании сеянцев дуба в вегетационных условиях (Зерова и Ефимова, 1953) также полностью не убеждало, что *Hebeloma crustuliniforme* является действительным микоризообразователем дуба. Считая более достоверным метод получения микориз путем посадки чистых культур грибов-микоризообразователей к сеянцам древесных пород, мы и применили его в наших исследованиях.

Культура *Hebeloma crustuliniforme* была выделена из плодового тела, произрастающего в зоне степей юго-востока Европейской части СССР, сотрудником ВНИИЛХ Крангауз, от которой и была нами получена. Определение гриба проведено Васильковым.

Опыт с *Hebeloma crustuliniforme* ставился на почве, стерилизованной в бункерах при помощи локомобильной установки горячим паром при температуре 95° в течение 10 мин. и добавочно простерилизованной еще при 2 атм давления в автоклаве в течение часа. Выращенная на агаризованном сусле грибница *Hebeloma crustuliniforme* вносилась при посеве желудей. В результате в сосудах, куда была внесена культура *Hebeloma crustuliniforme*, на всех сеянцах образовалась обильная микориза. Поч-

ва в сосудах была пронизана грибницей белого цвета в виде тяжей.

Форма образовавшейся микоризы в основном булавовидная. Цвет микоризы белый. Консистенция известковатая. Чехол довольно толстый, частью растрепанный, с отходящими от него

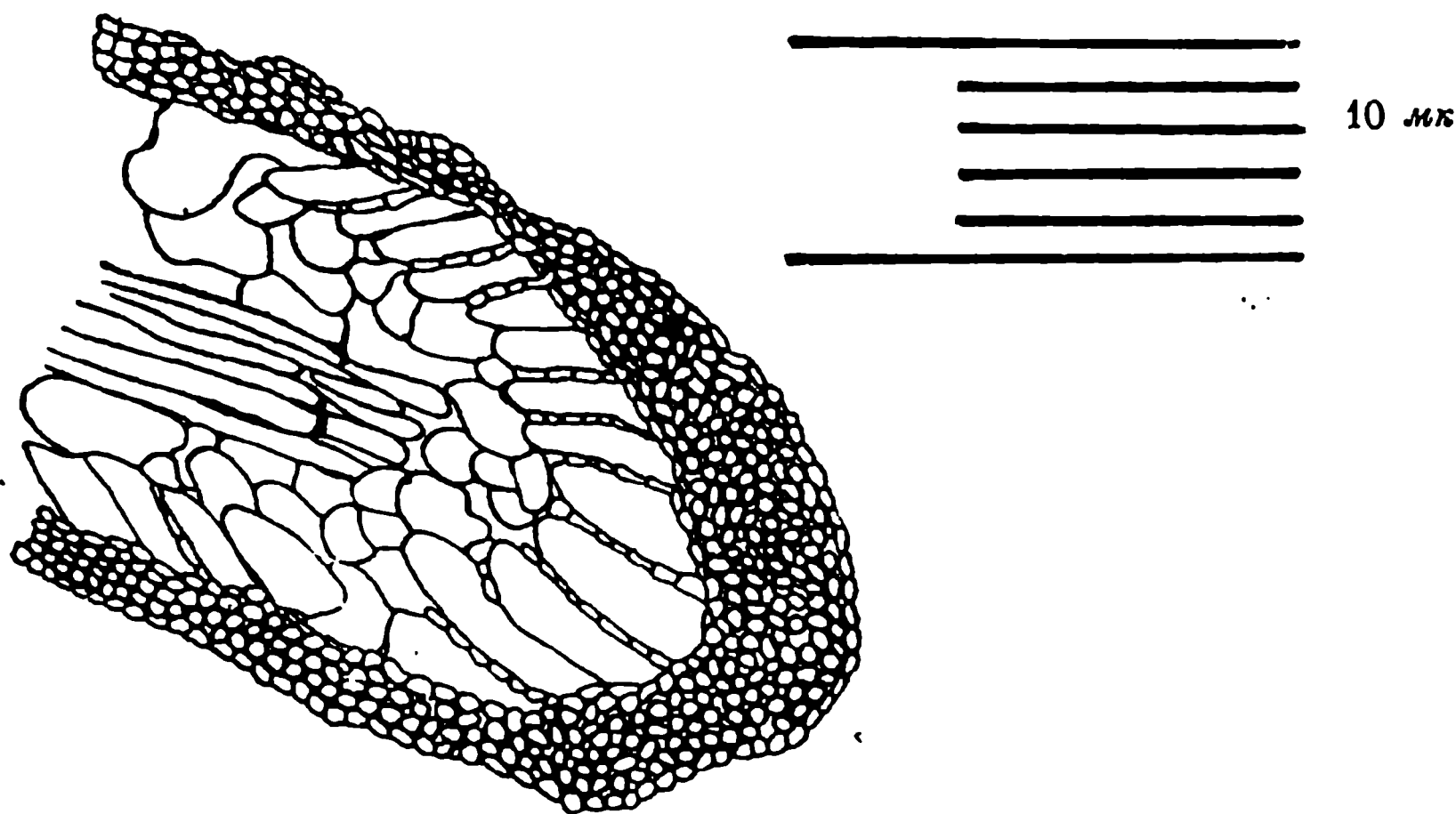


Рис. 9. Продольный срез микоризы дуба, образованной *Hebeloma crustuliniforme*.

Объектив  $\times 10$  окуляр,  $\times 15$

гифами. На гифах имеются пряжки, часто прорастающие. На продольных срезах микоризы ясно заметны вытянутые паренхимные клетки коры и однорядная сеть Гартига, распространенная в одном слое паренхимных клеток (рис. 9). В контроле микориза не образовалась.

Варианты с *Hebeloma crustuliniforme*, *Boletus subtomentosus* и *Boletus bovinus* единственные, в которых мы наблюдали развитие мицелия в субстрате. Следовательно, неудачу остальных опытов следует объяснить отсутствием роста грибницы от подсеянного инокулюма.

Некоторые грибы, идентифицированные методом полустерильных культур, получили второе свое рождение и методом стерильных культур. Таковыми, например, являются *Boletus granulatus* для *Pinus taeda* (Янг, 1936), *Boletus luteus*, *Boletus pictus*, *Lactarius deliciosus* для *Pinus strobus* (Хэч, 1936а, 1937). В то же время грибы из рода *Lycoperdon* и *Clitocybe*, определенные как микоризообразователи, в условиях стерильного опыта в этом отношении не подтверждены.

## Метод стерильных культур

Опыты по получению микориз в чистых культурах в основном проводились с хвойными породами. Выращивание сеянцев в совершенно стерильных условиях в замкнутом пространстве, в колбе, впервые применил Фукс (1910). Микоризу у сосны, не вызывающую никаких сомнений, получил Мелин (1922а). Позднее получить микоризы в стерильных культурах удалось и другим ученым. Существует довольно большой список микоризообразующих грибов. Естественно, что в процессе работы некоторые ученые пытались усовершенствовать методику и применяемые камеры стерильных культур. Мы приводим лишь те, которые заслуживают внимания. Это камеры, предложенные Мелином (1936), Хэчем (1934а, 1934б, 1936б, 1937) и Доуком (1955б).

Наибольшей популярностью среди них пользуется камера Мелина. По методу Мелина, применяя его камеру, работали Мак-Ардл (1932), Хэч и Хэч (1933), Мазуи (1927), Гаммарлунд (1923), Доук (1955б), Линелл (Lihnell, 1942), Фриз (1942), Бьörкман (1942), Модесс (1939), Норкранс (1949), Хэгкайло (1953), Мирчинк (1953), Эглите (1955) и др.

**Камера стерильных культур Мелина.** Способ получения микоризы с сеянцами древесных пород, предложенный Мелином, очень прост и заключается в совместном выращивании в колбе Эрленмейра культуры гриба и сеянца. Следовательно, весь опыт протекает в замкнутом пространстве. Этот способ для хвойных пород, имеющих небольшой величины сеянец, очень удобен и прост. В опытах длительностью в один вегетационный сезон Мелин использовал колбы Эрленмейера емкостью 300 мл. Для более продолжительных двух- и трехлетних опытов, требующих повторного увлажнения субстрата и внесения питательных солей, Мелин (1936) применил соединенные через стеклянную трубку две колбы емкостью по 500 мл. В одной колбе помещалась питательная среда, в другой воспитывались сеянцы (рис. 10).

**Камера стерильных культур Хэча.** Хэч (Хэч и Хэч, 1933), работавший вначале по способу Мелина, впоследствии пришел к выводу, что при постановке длительных опытов необходимо коренное усовершенствование камеры стерильных культур. Он указал на следующие недостатки, отражающиеся, по его мнению, на точности эксперимента: 1) чрезмерная влажность воздуха, стимулирующая развитие воздушного роста гриба, который в природе ограничен корнями; 2) увеличение парциального давления  $\text{CO}_2$ ; 3) несменяемость среды, приводящая к накоплению в субстрате метаболитов грибов (иногда токсичных) и неадсорбированных ионов; 4) насыщение субстрата при применении тонкого кварцевого песка; 5) низкая интенсивность радиации, сказывающаяся на понижении синтеза углеводов растением.

Камера Хэча для стерильных культур состоит из фарфорового круглого цоколя, через который пропущены все соединения, а сверху вцементирован цилиндрический сосуд из стекла Пирекс, представляющий собой верхнюю часть камеры 1 (рис. 11, а). Цоколь состоит из круглой площадки с расположенными

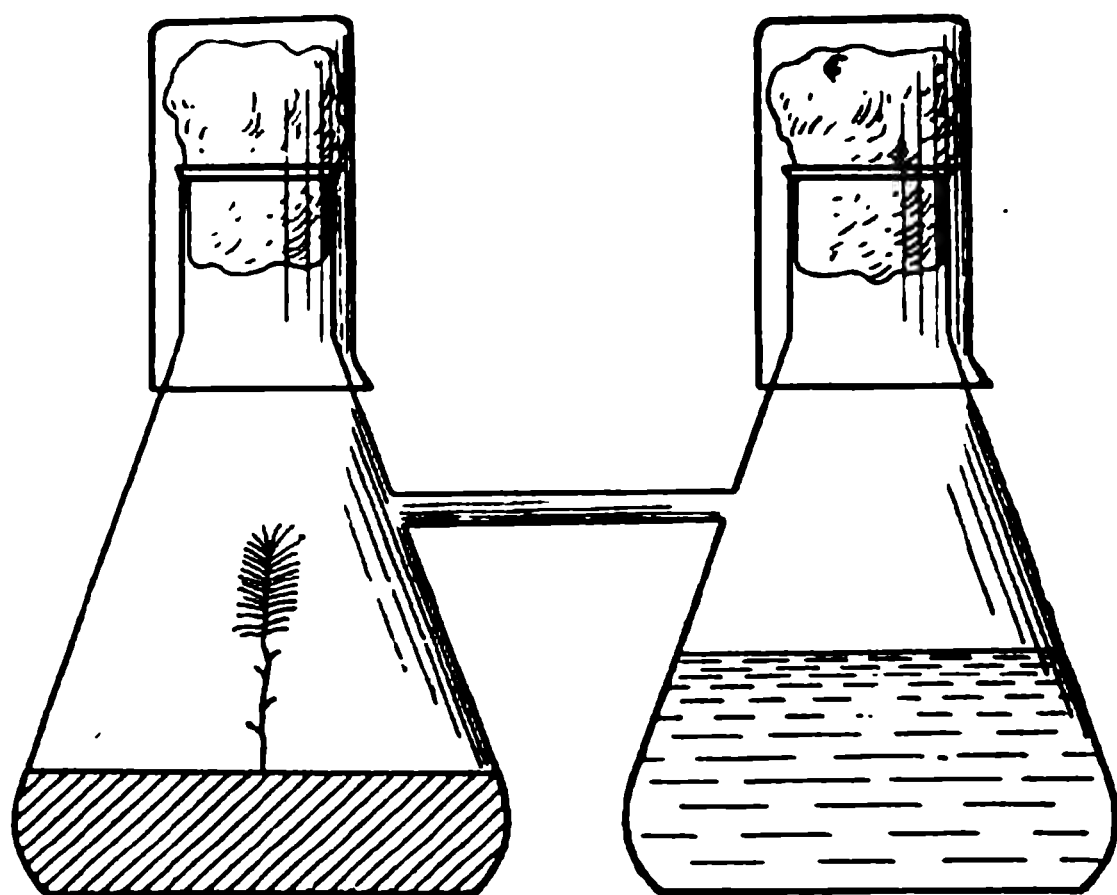


Рис. 10. Камера Мелина для получения микоризы у сосны в стерильной культуре (по Мелину, 1936)

в ней отверстиями 3, 4 и 5 и резервуаром для субстрата (2), в который вставлен сосуд из стекла Пирекс размером 8 × 6 дюймов. В отверстие 3 и 4 одинакового диаметра (до 2 см) и длиной от 4—5 см вставлены толстостенные трубки также из стекла Пирекс. Трубка, проходящая через отверстие 3, служит для смены питательной среды и достигает дна резервуара 2; другая трубка 4, доходящая почти до верха стеклянного колокола, предназначена для вывода воздуха из камеры. В отверстие 5 вставлен через резиновую пробку или водяной фильтр Беркефельда 6, или фильтр с открытым основанием, предназначенные для впуска воздуха. Для последнего фильтра устраивается желобок вокруг входного отверстия, а фильтр уже вцементируется в течение стерилизации (рис. 11, а).

На круглый цоколь непосредственно над отверстием 3, 4, 5 и резервуаром 2 укрепляется в особом желобке цилиндрический сосуд с отверстием 7 для заражения и посадки семян, расположенный на расстоянии 75 мм от края. Положение трубок 3 и 4 снаружи камеры зависит от способа, применяющегося для поддержания постоянной температуры в камере. На рисунке они приспособлены для полного погружения всей камеры в водяную

ванну. Стерилизацию камеры можно проводить и паром и горячим воздухом. Посадку семян и грибных культур производят в специальной комнате. После посадки отверстие закрывается резиновой пробкой и сверху покрывается смолой. Аэрация камеры производится сжатым воздухом, очищенным от масла и других

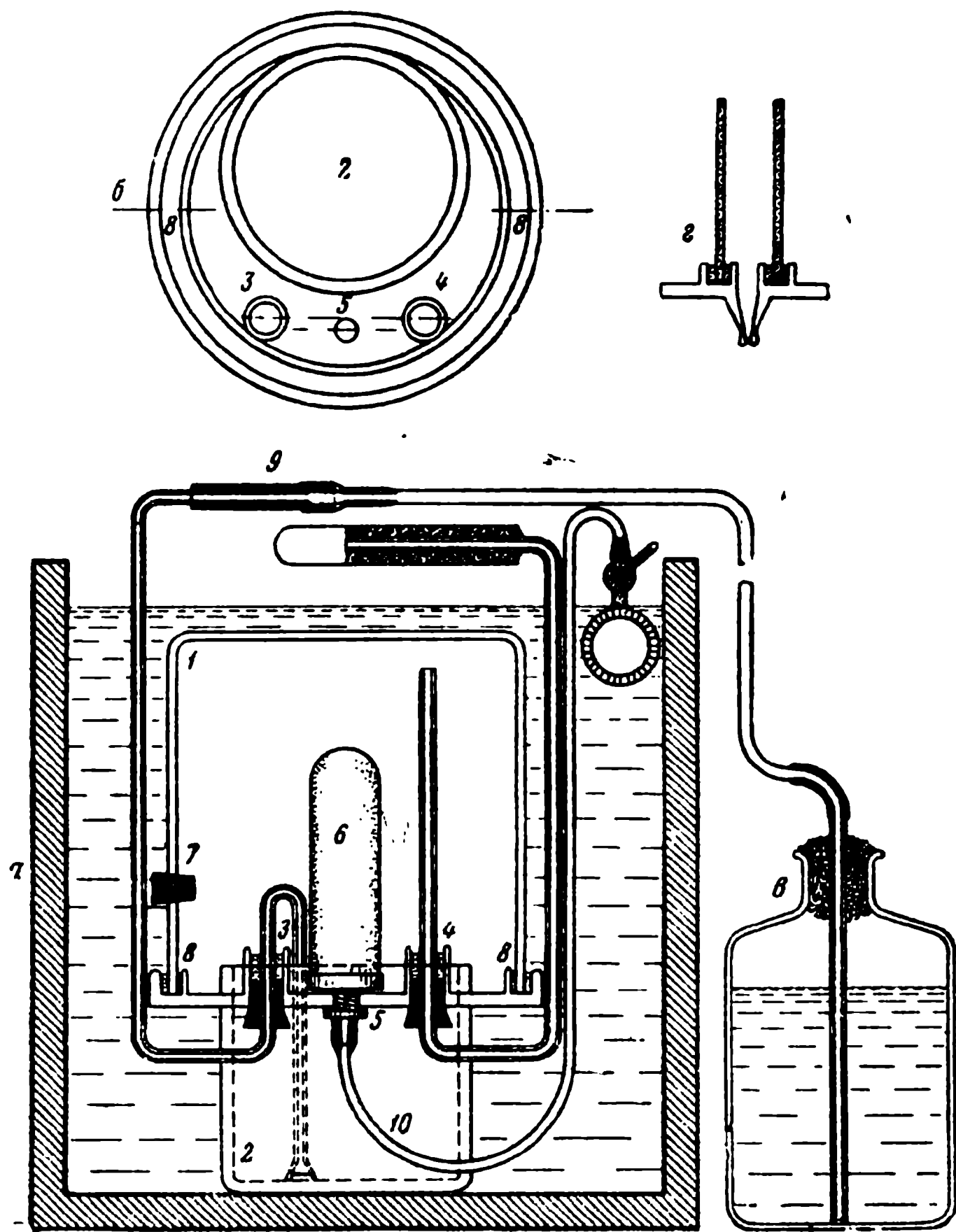


Рис. 11. Схематический разрез камеры Хэча для получения микориз в стерильной культуре (по Хэчу, 1936б)

а — схема целой камеры; б — план цоколя; в — склянка с питательным раствором; г — структура сменного приспособления для фильтра с открытым основанием; 1 — цилиндрический сосуд из стекла Пирекс; 2 — резервуар для субстрата; 3, 4 и 5 — отверстия в цоколе; 6 — впускной фильтр для воздуха; 7 — отверстие для внесения чистой культуры гриба и семян; 8 — желоб, расположенный по краю цоколя; 9 — стеклянная трубка, соединяющая склянку питательного раствора с чистой культурой; 10 — толстостенная резиновая трубка. Камера погружена в водяную ванну



загрязнений. Таким образом поддерживается постоянная влажность воздуха в камере.

Склянка для питательной среды представляет собой четырехлитровую бутылку из стекла Пирекс, закрытую ватной пробкой, через которую пропущена стеклянная трубка, служащая для смены среды (рис. 11, в). Погружая камеру частично или полностью в ванну с водой постоянной температуры, Хэч достиг точного контроля температур. Кроме того, стало возможным применение света высокой интенсивности как дневного, так и искусственного. В этой камере проведены опыты, показавшие хорошие результаты при работе с большим количеством растений.

По данным Хэча, она дает также возможность производить опыты при полной их стерильности в течение нескольких лет. Недостаток камеры заключается в невозможности наблюдать развитие корневой системы во время опыта.

Преимущества камеры состоят в возможности осуществления: 1) постоянной аэрации; 2) постоянного состава газа и влажности; 3) периодической смены среды; 4) экспозиции под сильным прямым солнечным или искусственным освещением; 5) частой смены питательной среды или воды; 6) температурного контроля при помощи водяной ванны с постоянной температурой; 7) полного отсутствия загрязнения отобранных чистых камер в процессе опыта.

**Камера стерильных культур Доука.** Для получения эктотрофной микоризы у хвойных Доуком (1955б) был использован еще целый ряд камер, которые, по существу, мало чем отличаются от предложенных Мелином. Их особенность заключается в добавлении трубок для смены питательной среды во время опыта и в другой форме употребляемых колб (рис. 12). Давая описание этим камерам, он не оказывает предпочтения ни одной из них.

**Камера стерильных культур Шемахановой.** Хэч (1936б) и Доук (1955б) считали, что изучение микотрофии возможно лишь в замкнутом пространстве при создании внутри нормальных физических условий. Это вполне понятно, так как указанные авторы работали только с хвойными сеянцами, имеющими сравнительно небольшие надземные и подземные части. Однако чистые камеры, предложенные Мелином и Доуком, неудобны для лиственных пород, обладающих большей величиной ствола, корневой системы и большей облиственностью. По нашим данным, дубовый сеянец можно выращивать в стерильных стеклянных колбах (емкостью не менее 750 мл), только отсекая половину желудя и получая карликовое растение. Стерилизация желудей при этом производится перед отсеканием части семядоли. Подобный сеянец дуба очень удобен для изучения микотрофии, так как, лишаясь половины своего огромного запаса питатель-

ных веществ, быстрее попадает в зависимость от окружающих условий.

Высказывание Хэча о невозможности использования камер с выпуском надземной части сеянца в атмосферу для изучения микотрофии недостаточно обосновано. Наоборот, для однодневных испытаний листовенных пород целесообразно заменить

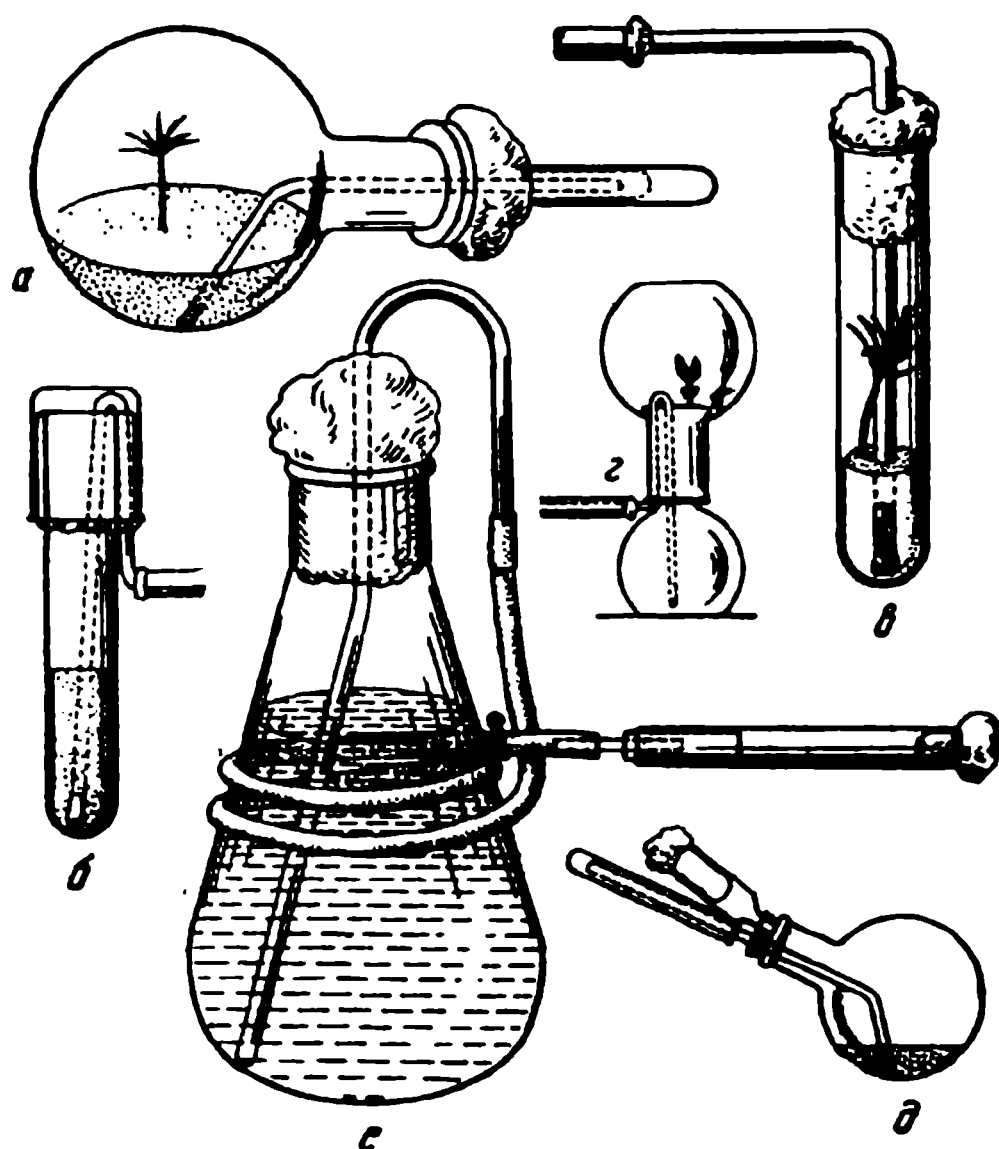


Рис. 12. Камера Доука для стерильных культур (по Доуку, 1955б)

*a* — 2-литровая колба с круглым дном и утолщенным краем горла; *б* — пробирка емкостью 250 мл с опущенной трубкой для смены среды; *в* — пробирка емкостью 250 мл с трубкой для смены среды, выведенная под углом 90°; *г* — комбинирование 1,5 и 2-литровых колб с плоским дном и опущенной трубкой для смены среды; *д* — 2-литровая колба с воронкой для внесения среды и отсасывающей трубкой, вставленные через резиновую пробку; *е* — 3-литровая колба Эрленмейера для стерильной питательной среды с резиновой сифонной трубкой и соединяющими трубками

сложную камеру Хэча на простые сосуды с выпуском наружу надземной части. Для выращивания сеянца дуба мы использовали именно такие камеры, представляющие измененные сосуды Мешкова, примененные им для изучения корневых выделений злаковых и бобовых растений (1953). В свою очередь, сосуды Мешкова являются сильно упрощенными сосудами Шулова (1913), разработанными последним в лаборатории Прянишникова.

В предложенных нами сосудах сеянец дуба развивался почти нормально, и его надземная часть и корневая система по развитию не отличались от тех же, выращенных в вегетационных условиях и в обычных сосудах.

Схема предлагаемого сосуда и детали к ним представлены на рис. 13. Камера состоит из длинной широкой пробирки с округленным дном. На некотором расстоянии от округленного

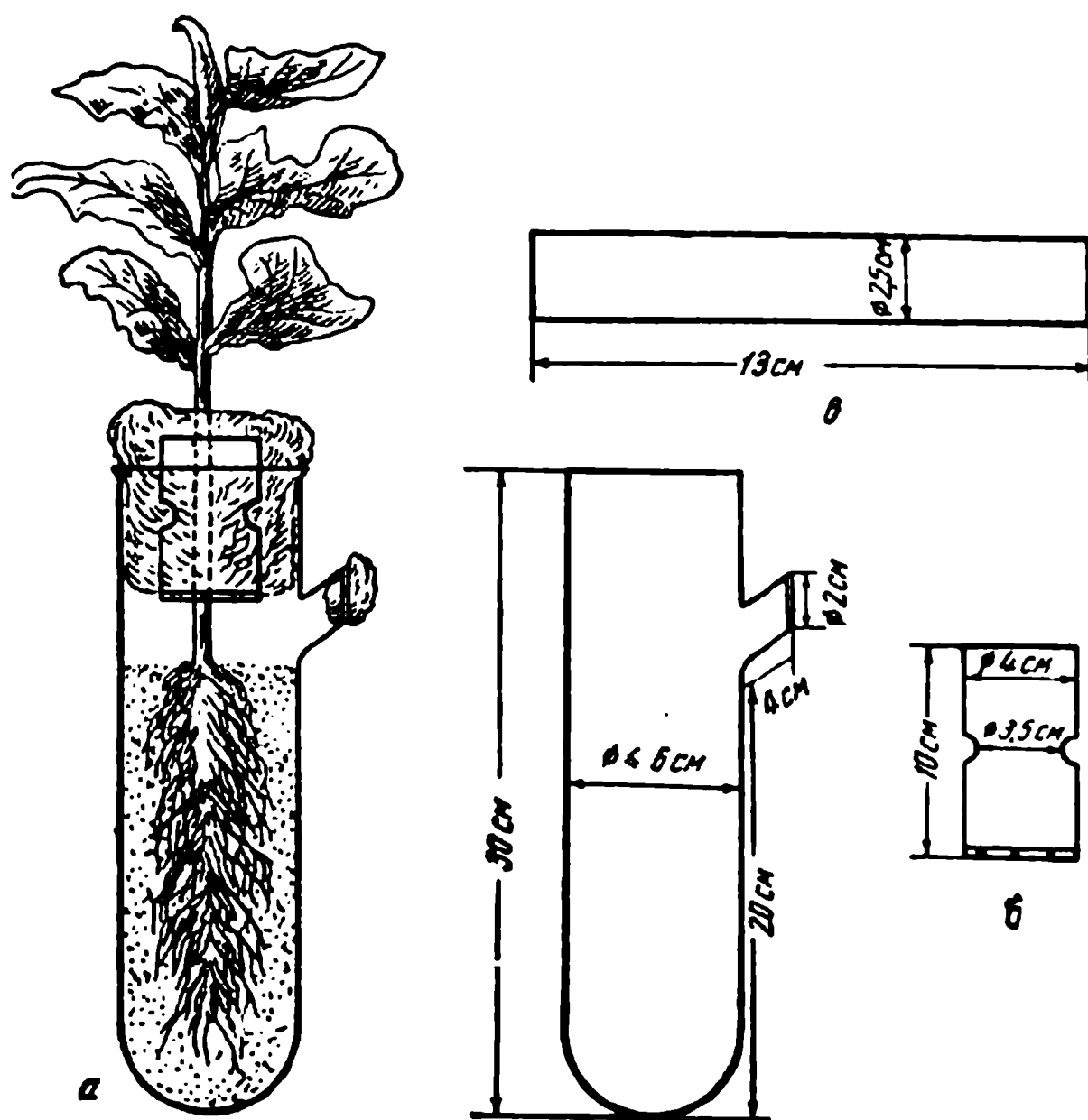


Рис. 13. Камера Шемахановой для стерильных культур (сеянцев дуба)

а — общий вид сосуда с сеянцем; б — трубка для укрепления сеянца; в — трубка для подсева желудей

конца в нее впаяна трубка, служащая для подсева чистой культуры гриба. В горло пробирки вставляются две разного диаметра трубки б и в. Одна — б суженная в середине, большего диаметра и меньшей величины, и другая — в более длинная, но с меньшим диаметром. Первая служит для помещения желудя в течение всего опыта, вторая только для его подсева и удаляется при достижении у ствола сеянца достаточной длины, позволяющей вынести надземную часть наружу. Промежутки между трубками и трубками и сосудом плотно заполнены стерильной ватой, сохраняющей стерильность внутри сосуда. Сверху все закрывается стерильной бумагой со слоем ваты и сохраняется

в стерильном состоянии до удаления подсевной трубки. Предложенные сосуды вполне удовлетворяют и удобны для идентификации грибов-микоризообразователей. Заражаемость в процессе опыта незначительна. Однако посадку необходимо проводить стерилизованными желудами, снятыми непосредственно с дерева.

Для хвойных пород эти сосуды трудно применимы. Побег сосновых сеянцев развиваются столь незначительно, что не могут вынести за пределы подсевной трубки свою надземную часть. Подсевные трубки меньших размеров трудно монтировать, они не дают надежной защиты от заражения извне. При определении микоризообразующих грибов для сосны мы пользовались методом Мелина, который своей простотой и полной стерильностью очень удобен, по крайней мере на один вегетационный период. Это, по-видимому, оценили и другие исследователи, так как им пользовался целый ряд ученых, оставив в полном забвении сложную камеру Хэча.

Модесс (1941) все свои обширные опыты по идентификации грибов-микоризообразователей ели и сосны провел в колбах Эрленмейера, находящихся в течение всего опыта в открытой теплице Мёллера типа А (Мелин, 1936), в которых, по его данным, существующие условия влажности и воздушного обмена вполне заменяют сложную камеру Хэча. Плохие сеянцы, приведенные Хэчем в своей работе как пример выращенных вне предложенной им камеры, соответствуют по виду плохим экземплярам, выращенным Модессом в лабораторных условиях. Считая, что и величина сосуда также играет большую роль, мы, пользуясь камерой Мелина, выращивали сеянцы сосны в колбах Эрленмейера емкостью 750—500 мл. Сеянцы чувствовали себя хорошо и достигали 7,5 см высоты при сухом весе до 50 мг.

Для сравнения всех предложенных для сосны стерильных камер между собой полезно привести процент загрязнений каждой камеры. При постановке опытов, по Доуку и Хэчу, ученые сами указывают до 30% выпадов, относя последние за счет внесения инфекции вместе с семенами. В опытах, заложенных в камере Мелина, процент заражения значительно меньше. Хэч, работая по этому методу, получил 5—8%, а мы не более 5—6%.

Помимо применения соответствующих камер стерильных культур, другими важными факторами является состав субстратов и питательных веществ. Что касается последних, то различные ученые полностью (Мазуи, 1927) или за небольшим отклонением (Норкранс, 1949; Модесс, 1939; Хэч, 1937; Фриз, 1942) пользовались средой Мелина. Кстати сказать, она также подвергалась им самим в течение ряда лет некоторым изменениям и добавлениям, заключающимся в увеличении количества глюкозы с 0,5 до 2,5 г и введения витамина В<sub>1</sub>. Применяемая им в последние годы среда [Мелин и Нильсон (Melin a. Nilsson, 1950,

1952)] имеет следующий состав:  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  — 0,5 г;  $\text{CaCl}_2$  — 0,05 г;  $\text{NaCl}$  — 0,025 г;  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  — 0,15 г;  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  — 0,25 г; лимоннокислого железа 1% — 1,2 мл; глюкозы — 2,5 г и  $\text{B}_1$  — 15 г на 1 л дистиллированной воды.

Можно еще указать на среду Хэртуэлл и Пембера (Hartwell a. Pember, 1918), использованную Доуком (1955б) для получения микориз у *Pinus taeda* и *Pinus rigida*. Состав среды следующий: на 1 л дистиллированной воды вносилось 15 мл 0,2 N  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ ; 10 мл 0,1 N  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ; 8 мл 0,1 N  $\text{HCl}$ ; 8 мл 0,2 N  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ; 1 мл раствора, содержащего 8,3 г  $\text{CaH}_4(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$  в 1 л; 10 мл разбавленного раствора  $\text{Fe}_2(\text{NO}_3)_2$  и 0,5% мальц-экстракта Frommel'a. В этом заключается все разнообразие сред, с успехом используемых авторами при получении микоризы в опытах с чистыми культурами. Небольшая разница имела также в формах вносимого сахара и времени его внесения. Так, Хэч (Хэч и Хэч, 1933) и Доук (1934а) вносили вместо глюкозы декстрозу. Хэгкайло и Пальмер (1955а) добавляли глюкозу не со средой, а при посадке гриба. Однако добавление углеводов к среде всегда было обязательным для начального развития гриба в культуре.

Что касается субстрата, то до последнего времени для выращивания обоих симбионтов в чистых культурах употреблялся почти исключительно песок.

Применялись и другие среды, как опилки, гумус, размельченная специально обработанная пробка (Мак-Ардл, 1932) и на заре развития учения о микотрофии даже пшеничный хлеб (Фукс, 1910), однако в работах других ученых широкого распространения они не получили. Наиболее подходящий субстрат — лесные почвы, содержащие гумус, — не употреблялся, так как считалось, что при их стерилизации даже паром в них образуются токсические для грибов вещества (Мелин, 1936; Мак-Ардл, 1932). Химическая стерилизация почвы была практически неприемлемой.

Мелин рекомендует песок, имеющий определенный состав и механические свойства. Этим же песком, по-видимому, пользовались Модесс (1939), Бьörкман (1942), Хэч (1934а, 1936а) и Норкранс (1949), получившие положительные результаты в своих опытах. Состав его следующий: 60% полевого шпата, 30—35% кварца, 5—10% слюды, амфибола, пироксена и других веществ. Этот песок, получаемый Мелином только в определенном месте в Швеции, флювиогляциального происхождения. Преимущество его перед обычным кварцевым песком заключается в способности к обмену основаниями, которая на несколько сот процентов больше, чем у чистого кварцевого песка. Питательные вещества, прибавленные к флювиогляциальному песку, адсорбируются последним, рН сдвигается автоклавированием с 6,5 до 4,2. Подобного изменения концентрации водородных ионов не

происходит в обычном кварцевом песке. Рекомендуемая Мелином величина зерна равнялась 0,5—2 мм. Песок требует специальной обработки. После высушивания на воздухе его пропускают через сито с отверстиями 0,5—2 мм, затем прокаливают и 2 часа вываривают в концентрированной HCl. Кислота удаляется отмыванием песка в течение 48 час. вначале в проточной, а затем несколько раз в дистиллированной воде. Количество песка на колбу 150 г, а питательного раствора, вносимого Мелином, 25 мл. Другие авторы увеличивали это количество до 40 мл. Режим стерилизации устанавливался в зависимости от качества и количества субстрата и питательной среды. В основном большинство авторов пользовалось стерилизацией под давлением. Мелин, который вначале применял трехкратную стерилизацию паром в течение 25 мин. (количество песка 150 г), также впоследствии пользовался стерилизацией давлением.

Идентификацию грибов-микоризообразователей в стерильных культурах мы проводили только для сосны.

Методика стерилизации и проращивания семян в основном аналогична примененной для полустерильных опытов. Разница лишь в том, что в этом случае корешки проросших семян не должны были превышать длины 5 мм. Такие семена удобнее для посадки и менее повреждаются.

Опыты по идентификации грибов-микоризообразователей мы начали в песчаных культурах со средой Мелина (Мелин и Нильсон, 1950). В этот субстрат нами подсаживались *Boletus luteus*, *Boletus bovinus*, *Boletus edulis*, *Amanita muscaria* и *Boletus subtomentosus*. Однако при применении чистого кварцевого песка положительных результатов нами не получено. В основном неудача заключалась в том, что при хорошем росте сеянцев не развивалась грибница в этом субстрате. О плохом росте гриба на кварцевом песке указывал Фукс еще в 1910 г. Аналогичные данные получила и Мирчинк (1953).

Предполагая, что изменением состава питательной среды можно добиться роста микоризообразующих грибов и в кварцевом песке, мы начали варьировать составом сред. В частности, мы добавляли в среду Мелина витамин B<sub>1</sub>, микроэлементы — бор и марганец. Варьировалось и количество вносимой глюкозы. Однако ни в одном случае не только образования микоризы, но и простого роста мицелия в среде не наблюдалось. Песок как субстрат не полностью удовлетворял также и других авторов (Фукс, 1910; Мак-Ардл, 1932 и Мазуи, 1927). В частности, Фукс считал, что мелкий песок с питательной средой создает плохие условия аэрации и мешал его с крупным. Мак-Ардл указывал на плохой рост в нем гриба даже при довольно крупной величине зерна. Как можно было судить из только что приведенных данных, состав песка и величина его зерна, по-видимому, играют далеко не последнюю роль, а подбор соответственного субстра-



та, благоприятно влияющего на рост обоих компонентов гриба и растения, является важным фактором для успешного образования микоризы в чистых культурах.

Вначале нами были испробованы водные и почвенные культуры. В основном это были обычные или измененные среды Кюппа, Гельригеля и Мелина, в которые добавлялось одно из следующих веществ: автолизат дрожжей, гидролизат казеина, витамин В<sub>1</sub> и микроэлементы. Помимо этого, варьировалась кислотность сред в пределах рН 3,8—7,0 и количество глюкозы от 1 до 5 г на 1 л среды. Опыты в водной среде проводились в специально сконструированных нами сосудах (рис. 14), представляющих собой широкие пробирки с оттянутым на середине носиком для подсева семян и чистых культур грибов. Для периодического обмена воздуха в пробирку вставлялась стеклянная трубка, один конец которой соединялся с фильтром, заполненным ватой, а другой, оттянутый, погружался в среду. К этой трубке было припаяно колечко с узким отверстием, куда подсаживалось семя. При использовании водных культур в некоторых случаях наблюдалось развитие грибницы в среде, обрастание ею корешков и образование, напоминающее грибной чехол. В этих случаях даже отмечалось проникновение гриба внутрь первого слоя коровых клеток, но типичная микориза с сетью Гартига не образовывалась. Более того, сосущие корешки, обросшие грибом, продолжали свой рост. Развитие грибницы в среде наблюдалось только при наличии в ней глюкозы.

Американский ученый Хэгкайло (1953) [Хэгкайло и Пальмер (Hagskaylo a. Palmer, 1955a)], применив новый субстрат терра-лит, являющийся продуктом вермикулита, получил в нем обиль-ную эктотрофную микоризу у *Pinus virginiana* Mill.

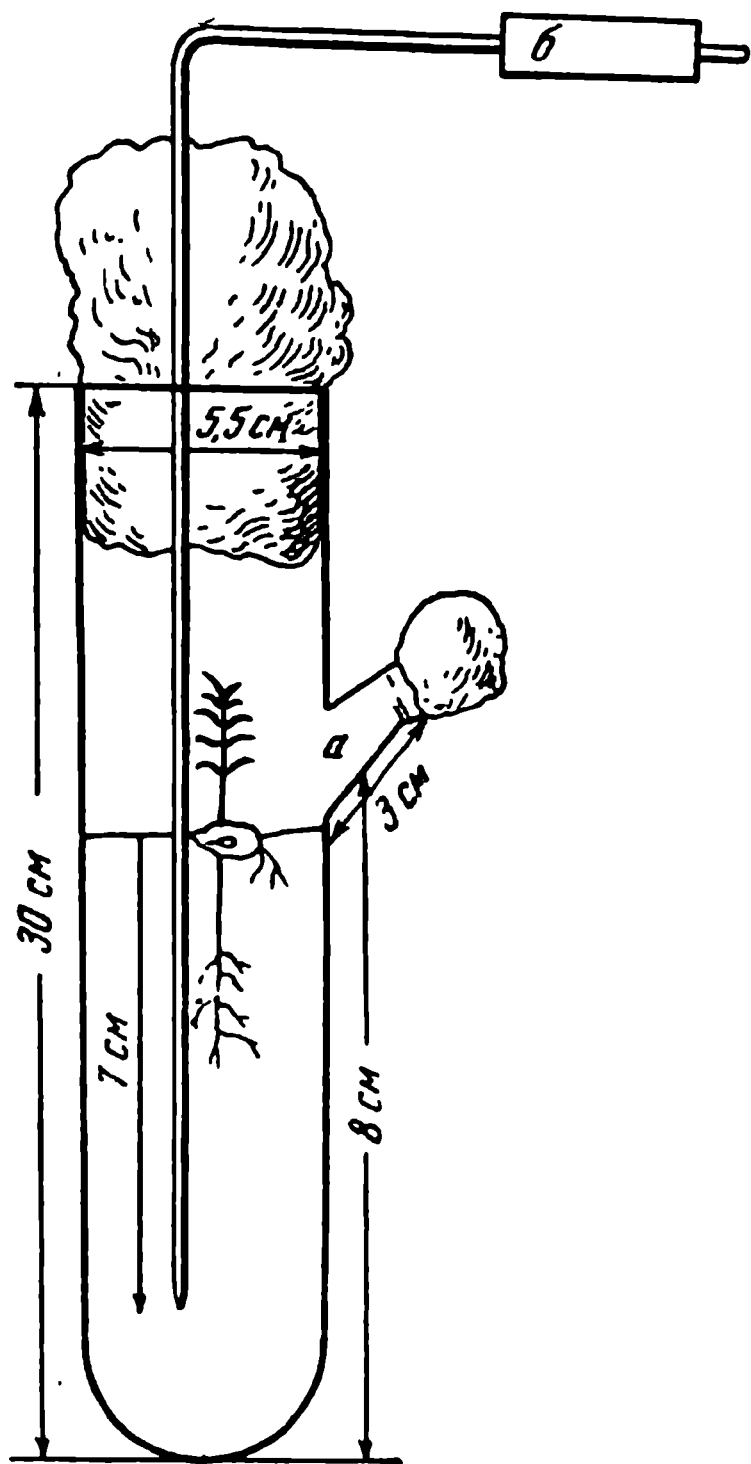


Рис. 14. Схема сосуда для выращивания однолетних сеянцев сосны в стерильных культурах (для жидких сред)

**а** — трубка для подсева культур гриба и посевного материала; **б** — трубка для продувания воздуха в среде, с площадкой в виде стеклянного кольца для помещения семян

Первичные минералы, с которыми связывают вермикулит,— это магнезиальные и железисто-магнезиальные слюды (флагопит и биотит). Процесс образования вермикулита из этих минералов заключается в исчезновении калия и присоединении конституционной воды (слабо связанной). Строение вермикулита чешуйчатое и плотное. Формула вермикулита:  $(\text{OH}_2)_2 (\text{MgFe})_3 (\text{Si} \cdot \text{Al})_4 \cdot \text{O}_{10} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  (Гинсбург и Рукавишникова, 1951). При нагревании вермикулит вспучивается (разлистывается) и обезвоживается, так как образующиеся при его нагревании пары воды воздействуют на соседние атомные слои. Объем вермикулита обычно при этом увеличивается от 5 до 18 раз, а цвет вместо желтовато-зеленых оттенков становится серым с металлическим отливом. Предварительное высушивание вермикулита ускоряет процесс расслаивания.

• Как видно из приведенной нами характеристики вермикулита и описания, данного Хэгкайло для терралита, по-видимому, обожженный при  $900^\circ$  вермикулит и терралит одно и то же. По сведениям, приведенным в статье Хэгкайло (1953), терралит не содержит органических соединений, что, по данным Мелина, способствует образованию микоризы. Кроме того, он биологически стерилен, так как обработан при  $980^\circ$  и запечатан в мешки при температуре  $93^\circ$ . Химический анализ его не обнаружил веществ, вредных для развития как высших растений, так и грибов. Основными его достоинствами являются: 1) способность к обмену основаниями (от 10 до 18 мэкв на 100 г), в котором преобладает кальций; буферность также немного больше, чем у песка; 2) увеличение на  $\frac{1}{3}$  своего объема при автоклавировании с питательным раствором и поглощение при этом последнего в количестве, в шесть раз превышающем свой сухой вес. При высушении терралит возвращается к первоначальному объему, а при последующем увлажнении увеличивается уже незначительно.

Вермикулит, с которым мы работали, получен из Булдымского месторождения на Урале. Продукт был в виде руды, которую мы обрабатывали обжигом при  $900^\circ$  в течение 1—2 мин. и размельчали на фракции, или уже обожженный и размельченный на фракции 8—12 мм. Обработанный таким образом вермикулит приближается по своим свойствам к терралиту Хэгкайло. Следует указать, что не всякий вермикулит может быть пригодным субстратом. Встречаются вермикулиты, почти не изменяющие своего объема и не расслаивающиеся при нагревании. Продукт, полученный из месторождения, расположенного на Кольском полуострове, обладал вышеуказанными свойствами.

Преимущество вермикулита, обработанного температурой, перед кварцевым песком огромно. Помимо указанных свойств, вермикулит не требует сложной и кропотливой обработки, осо-



Рис. 15. Микориза сосны, образованная *Amanita muscaria*  
а — общий вид опыта; б — однолестный сеянец сосны с микоризой; в — микориза, образованная *Amanita muscaria*

бенно промыванием HCl, так как не содержит в своем составе органических веществ. При сравнении с песком он имеет большую поверхность и водоудерживающую способность. Испарение воды из песка очень быстрое, вследствие чего необходима частая смена среды и добавление воды, влекущее за собой заражение и нежелательный выпад отдельных сосудов из опыта. Перед употреблением вермикулит просеивается, насыщается питательным раствором и немедленно автоклавировается. Вермикулит также, по-видимому, обладает прекрасными условиями аэрации, благоприятными для обоих симбионтов.

В настоящее время в Швеции, в лаборатории Института физиологической ботаники у Мелина и в Лесном институте у Бьörкмана, при изучении микотрофии древесных пород половина опытов проводится на вермикулите.

Заменяв кварцевый песок на вермикулит, мы получили в культуре микоризы сосны с грибом *Boletus luteus* Fr. (Шемаханова, 1959а, 1959б, 1960).

Развитие мицелия гриба во всех вариантах опыта было тесно связано с количеством внесенной глюкозы. Увеличение дозы глюкозы способствовало росту гриба. По разрастанию грибницы в среде (полное прораствание всего субстрата), наличию обильного воздушного мицелия, впоследствии образующего поверхностную пленку, сильному развитию тяжей, коричневатому цвету грибницы всегда можно было определить, что количество глюкозы равнялось от 5 до 20 г на 1 л среды. При количестве глюкозы, равном 0,25—1 г, воздушная грибница в среде не развивалась, цвет ее был светлый, а образование тяжей почти не наблюдалось. Количество грибницы вокруг корешков в вариантах с большими дозами глюкозы также было несравненно большим.

Бурный рост гриба при больших дозах глюкозы не мешал, однако, сеянцам в дальнейшем развиваться нормально. Микориза образовалась во всех вариантах опыта. На следующий год, использовав вновь *Boletus luteus* Fr., а также чистые культуры грибов *Boletus edulis* Fr., *Amanita muscaria* (Fr.) Hook., *Paxillus involutus* Fr. и *Lepiota procera* Fr., мы получили микоризы сосны не только с *Boletus luteus*, но и с *Boletus edulis*, *Amanita muscaria* и *Paxillus involutus*. Гриб *Lepiota procera*, несмотря на обильное развитие грибницы в субстрате, ни вильчатого ветвления корешков, ни микоризы не образовывал. Поскольку отрицательные данные с *Lepiota procera* были получены и Модессом (1941), этот гриб с полным основанием может быть отнесен к немикоризообразующим.

Опыт проводился в колбах Эрленмейера емкостью 750 мл, питательная среда Мелина, используемая им в опытах с радиоактивными изотопами (Мелин и Нильсон, 1950, 1952).

Исключением было внесение большого количества В<sub>1</sub> (100 мкг на 1 л среды).

Источником фосфора служил основной фосфат калия, а азота — кислый фосфорнокислый аммоний. Кислотность среды после стерилизации равнялась рН 4,8. Азот и фосфор были внесены в половинных количествах от доз основной среды. Среда вносилась из расчета веса вермикулита (на 29 г от 100 до 150 мл). Хэгкайло рекомендует среду вводить по объему, так как считает, что вариабильность размера частиц вермикулита может давать разные объемы субстрата в культуре. Заражение производилось жидкой суспензией грибов.

Несмотря на хорошее разрастание грибницы в субстрате, во всех случаях наиболее обильная микориза образовалась с грибом *Boletus luteus*. Среднее количество при внесении гриба *Amanita muscaria*, еще меньшее с грибом *Paxillus involutus* и очень незначительное с *Boletus edulis* (табл. 5).

Полученные от разных культур грибов в одинаковых условиях и одного возраста микоризы были одинаковыми по форме, ветвлению (вильчатая, коралловидная, одиночная), но отличались одна от другой величиной, цветом и толщиной чехла (табл. 5, рис. 15, 16). Самые крупные размеры и большую тол-

Таблица 5

*Интенсивность микоризообразования и толщина грибного чехла*

| Гриб                              | Число микоризных окончаний на сеянец | Толщина грибного чехла, мк |
|-----------------------------------|--------------------------------------|----------------------------|
| <i>Boletus edulis</i> . . . . .   | 0,66                                 | —                          |
| <i>Boletus luteus</i> . . . . .   | 7,60                                 | 10,8—20,8                  |
| <i>Amanita muscaria</i> . . . .   | 6,40                                 | 40—66,6                    |
| <i>Paxillus involutus</i> . . . . | 6,00                                 | 6,66—8,33                  |

щину грибного чехла имели микоризы, образованные *Amanita muscaria* (рис. 15 и 17), которые были белого цвета с розоватым оттенком. *Boletus luteus* образовал микоризы коричневого цвета с фиолетовым оттенком и со средней по сравнению с *Amanita muscaria* толщиной (рис. 16 и 18) чехла. Микоризы, образованные *Boletus edulis*, имели почти черный цвет, а *Paxillus involutus* — цвет беж с золотистым оттенком. У двух последних микориз грибной чехол был тонкий. Микоризы, образованные *Boletus luteus*, *Amanita muscaria* и *Paxillus involutus*, имели сеть Гартига, причем у микориз, образованных *Boletus luteus* (рис. 18), сеть Гартига проникала на глубину в два-три слоя, *Amanita muscaria* (рис. 17) — на один-два слоя, *Paxillus involutus* (рис. 19) — на один слой клеток коровой паренхимы. Начальные стадии образования микориз сосны с *Boletus luteus* бесцветны, и только с возрастом микоризы приобретают коричневый цвет.

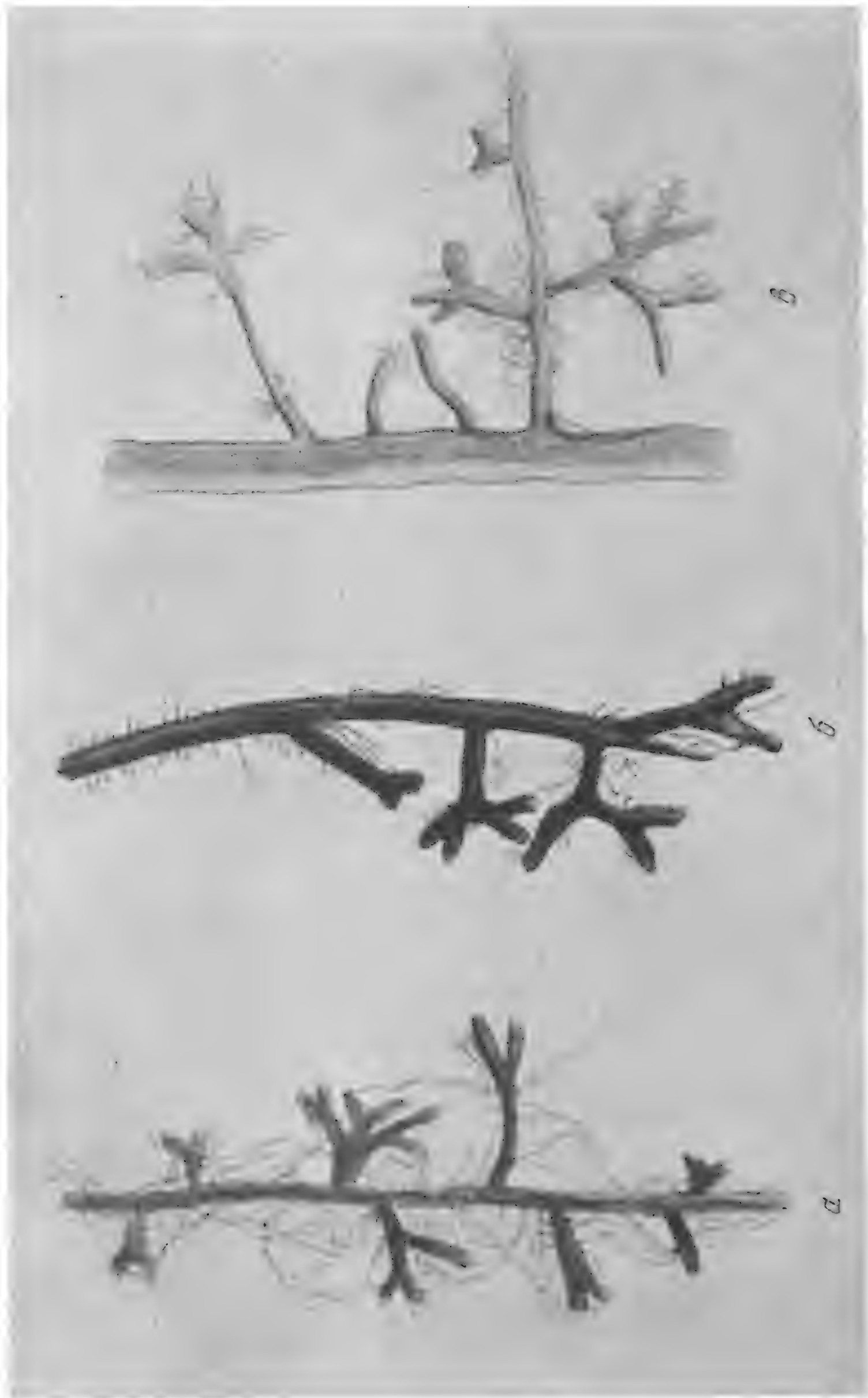


Рис. 16. Микориза сосны, образованная грибами в чистой культуре

а — *Boletus luteus*; б — *Boletus edulis*; в — *Rhizoglyphus involutus*





Рис. 17. Строение грибного чехла и сети Гартига у микоризы сосны, образованной грибом *Amanita muscaria* (продольный срез)

На основании приведенных наблюдений мы полагаем, что по количеству образовавшихся в стерильных культурах в одинаковых условиях опыта микориз можно до некоторой степени судить и об облигатности микоризообразующего гриба для данной древесной породы. Например, по обилию и легкости образования микориз у сосны с *Boletus luteus* можно считать этот гриб наиболее частым и распространенным микоризообразователем сосны, охотнее всего образующим с ней микоризу. Из этого же опыта можно заключить, что *Rhizillus involutus* образует микоризу с сосной только в тех случаях, когда других грибов-микоризообразователей поблизости нет. То же можно сказать и о *Boletus edulis*, который образовал единичные микоризы.

В настоящее время метод идентификации грибов-микоризообразователей в стерильной культуре считается наиболее точным и достоверным.

Однако и он имеет своих противников. Например, Келли (1952) пишет, что результаты, полученные в чистой культуре, не отражают природной обстановки, а указывают лишь на



Рис. 18. Поперечный срез микоризы сосны, образованной *Boletus luteus*



Рис. 19. Продольный срез микоризы сосны, образованной *Paxillus involutus*

способность каждого данного гриба к образованию микоризы. По мнению Келли, гриб, образовавший микоризу в стерильной культуре, только тогда может считаться микоризообразователем, если его спорофор, связанный с корнями растения, будет единственным. Стирая физиологические различия между отдельными грибами-микоризообразователями, Келли приходит к заключению, что идентификация микоризообразующих грибов является бесполезной работой.

Поскольку микориза у деревьев, в частности у сосны, может быть образована различными микоризообразующими грибами, причем часто присутствующими на корневой системе не только одного и того же дерева, но и одного и того же корня (Левизон, 1957а), возражения Келли не имеют достаточных оснований. Кроме этого, мицелий некоторых плодовых тел, обрастающих корни деревьев, не всегда принадлежит микоризообразующим грибам. Вопрос же о физиологическом различии не только видов, но и штаммов любых грибов достаточно ясен, чтобы его дискутировать.

В стерильных культурах микориза образовывалась у хвойных пород не только при внесении мицелия, выделенного из плодовых тел грибов, но и при подсеве грибницы, выращенной из одной споры (Фриз, 1942). Кроме того, Мелин (1921, 1922а, 1922в, 1923а, 1924) и Доук (1955б) наблюдали образование микориз при внесении чистых культур грибов, выделенных из микоризных окончаний.

### ГРИБЫ-МИКОРИЗООБРАЗОВАТЕЛИ СОСНЫ И ДУБА

Зарубежные ученые определяли микоризообразующие грибы у сеянцев хвойных пород, причем основное внимание было уделено различным видам сосны. Предпочтение, оказанное грибам-микоризообразователям хвойных пород, вполне понятно. Семена хвойных легко можно простерилизовать и освободить от поверхностной, населяющей их микрофлоры. Сеянцы хвойных растений по крайней мере в первый год вегетации имеют ограниченный рост. Семена их не обладают большим запасом питательных веществ и сбрасываются с первой мутовкой хвои, что позволяет сразу же приступить к изучению физиологической роли микориз. В настоящее время при использовании метода чистых культур микоризообразующие грибы определены для видов сосны, ели и лиственницы.

В отношении грибов-микоризообразователей лиственных пород дело обстоит очень плохо. Грибы-микоризообразователи были определены в чистой культуре лишь для березы (Мелин, 1923а, 1925; Микола, 1948). Данных об идентификации в чистых культурах грибов-микоризообразователей других пород ни в Советской, ни в зарубежной литературе не существует.

Получением микориз у дуба в чистой культуре никто не занимался. Все данные о грибах-микоризообразователях, имеющиеся в литературе, основаны на обследовании грибных сообществ ряда дубрав и лесных полос в степи и лесостепи (Частухин, 1952а; Зерова и Воробьев, 1950, 1952а; Зерова, 1955) и на опытах, проведенных в нестерильных почвах (Зерова и Ефимова, 1953) или в полустерильных условиях опыта (Шемаханова, 1956; Зерова, 1955; Ключник, 1952; Морочковский и Радзиевский, 1950). На основании обследования дубрав в степи Воронежской обл. Частухин выдвинул следующий список возможных микоризообразователей дуба: *Amanita*, *Boletus*, *Tricholoma*, *Cortinarius*, *Hygrophorus*, *Inocybe*, *Russula*, а лесных полос в степи: *Russula*, *Scleroderma aurantium*, *Boletus subtomentosus*.

Зерова и Зерова и Воробьев, обследовав искусственные лесонасаждения в условиях Украинской ССР, считают возможными грибами-микоризообразователями *Scleroderma*, *Hebeloma*, *Tricholoma*, *Clitocybe*, *Boletus*, *Cortinarius*, *Paxillus*, *Gomphidius*, *Hypholoma*, *Stropharia*, *Geaster*; особенно мощными и распространенными *Scleroderma verrucosum*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Tricholoma*, *Paxillus*, *Clitocybe*, *Cortinarius*.

Адо (1954), обследуя грибы лесов Архангельской обл., применяя метод идентификации по мицелиям, выделенным из микориз и плодовых тел, указывает на следующие возможные роды микоризообразующих грибов: *Psalliota*, *Laccaria*, *Lactarius*, *Boletus*, *Russula* и *Clitocybe*.

Зарубежные ученые выдвигают в качестве грибов-микоризообразователей дуба некоторые виды *Amanita*, *Boletus*, *Cortinarius*, *Lactarius*, *Russula*, *Tricholoma*, *Scleroderma* и в основном трюфели. В настоящее время достоверными пока можно считать только *Hebeloma crustuliniforme* и, по-видимому, *Scleroderma verrucosum*. Микориза у дуба с *Hebeloma crustuliniforme* была получена нами (Шемаханова, 1956) в условиях, определяющих этот гриб как микоризообразователь. Что касается *Scleroderma verrucosum*, то наблюдения как Зеровой (1951а), так и наши показывают, что этот гриб является, по всей вероятности, пионером, образующим микоризу у дуба при разведении его в засушливых условиях степи. Зерова (1951а, 1955) наблюдала его в массе на Украине, а мы в Воронежской и Луганской областях в молодых девятилетних насаждениях дуба.

Как мы видели, грибы-микоризообразователи эктотрофной микоризы древесных пород, установленные в чистой культуре, принадлежат к шляпочным грибам, широко распространенным в лесах. Среди аскомицтов указаны лишь *Cepocossium graniforme* и трюфели, но синтез в искусственных условиях осуществлен пока только с *Cepocossium graniforme*.

К микоризообразователям сосны по получению микориз *in vitro* принадлежат роды *Amanita*, *Boletus*, *Cortinarius*, *Lactarius*,

*Paxillus*, *Russula*, *Scleroderma*, *Tricholoma*, *Entoloma*, *Rhizopogon*, *Boletinus*, *Cantharellus*. Большой частью микоризообразующие грибы не специализированы на одном каком-либо хозяине, а образуют микоризы со многими видами древесных пород, так же как и одна порода может вступить в симбиоз с несколькими микоризообразующими грибами [Пеннингтон, 1908; Ноак, 1889; Мак-Дугалл (Mc. Dougall, 1914); Мелин, 1921—1925, и др.]. В настоящее время у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) насчитывается до 11 различных родов и 22 видов грибов, образующих с ней микоризу. Из специализированных грибов-микоризообразователей известен пока *Boletus elegans*, образующий микоризу с лиственницей. Гриб *Amanita muscaria*, наоборот, считается наименее специализированным симбионтом, образующим микоризы и с лиственными и хвойными породами. По данным Мелина (1925), у этого гриба нет даже специализированных биологических штаммов, так как один и тот же гриб образовывал в его опытах микоризы с елью, березой и лиственницей. Относительно *Boletus edulis* Морочковский и Радзиевский (1950) придерживаются другого мнения, считая, что существуют две специализированные формы белого гриба, приспособленные к определенным древесным породам.

Самым широко распространенным и неспециализированным микоризообразующим грибом является *Cepocossium graniforme*, который, как пишет Харли (1959), найден у 16 различных представителей древесных растений (*Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Larix*, *Juniperus*, *Quercus*, *Fagus*, *Betula*, *Corylus*, *Carya*, *Tilia*, *Populus*, *Salix* и *Alnus*).

### ФОРМИРОВАНИЕ МИКОРИЗ

Единого мнения в вопросе о способах формирования микориз, начиная с внедрения гриба в корешок и кончая образованием чехла и сети Гартига, в литературе не существует.

По наблюдениям Мёллера (1903), первое внедрение гриба в корешок начинается у основания сосущего корешка и идет по направлению к его верхушке, причем проникновение гриба часто происходит через корневой волосок. Начало образования грибного чехла у основания корня наблюдали и мы при образовании микоризы у сосны обыкновенной с *Boletus luteus*. Однако, по описанию Трубецковой и Михалевской (1955), образование микориз у дуба идет первоначально с вершины сосущего корешка.

По данным Мёллера (1903), Мелина (1925), а также нашим, проникновение гриба между клетками корня и образование сети Гартига у хвойных пород предшествует развитию грибного чехла. Сходную картину описывают Лобанов (1953, стр. 156) у рябины, а Красовская (1952б) и Михович (1952) у дуба.



Однако Лобанов и Мазуи (1927) не отрицают и второго типа образования микориз, наблюдаемого Франком (1885а), Мак-Дугаллом (1914), Трубецковой и Михалевской (1955) у дуба, Вильсоном и Клауез (цит. по Харли, 1959) у бука и Салеевым (1959) у ели. Перечисленные авторы описали вначале развитие грибного чехла, а затем образование сети Гартига.

Мазуи (1927) считал более обычным явлением, когда образование чехла предшествует развитию сети Гартига. Наконец, Мелин (1922а) описывает случай у лиственницы, когда начало инфекции было внутриклеточным и только впоследствии переходило в межклеточную, т. е. образующую сеть Гартига.

Мазуи (1927), со своей стороны, указывает на два возможных пути заражения: прямое внедрение гриба в клетки наружного ряда и начальное проникновение в межклеточное пространство, а затем в клетки.

По данным Лобанова (1949а) и Михович (1952), формирующийся грибной чехол вызывает редукцию корневых волосков, в то же время Щербакова (1955) описывает случаи образования грибного чехла у дуба до появления корневых волосков. Хэгкайло (1957) пишет, что зараженные эктотрофной микоризой корни вообще не развивают корневых волосков. Местом внедрения гриба могут служить и корневые волоски и эпидермальные клетки (Мелин, 1925).

Начало образования микориз у бука довольно подробно описали Клауез и Вильсон (цит. по Харли, 1959). Клауез наблюдал проникновение гриба только в сформированные ткани корня, а Вильсон указывал, что гриб заражает лишь начальные стадии молодых сосущих корешков, причем может вызвать замедление их роста и изменение структуры. Внедрение гриба в ткань хозяина удлиняет жизнь сосущих корешков, отодвигая старение тканей, и активизирует их дальнейшее развитие. Харли (1959) склоняется к существованию обоих типов.

Вопрос, затронутый Харли о действии грибного чехла на развитие сосущих корешков, не лишен интереса. Некоторые ученые с образованием чехла связывают не только приостановление роста (Лобанов, 1953), но и прекращение ростовых процессов (Мак-Арлл, 1932). Однако процессы роста, по-видимому, не прекращаются. В пользу этого мнения говорят факты последующего ветвления и прорастания микориз, наблюдаемые нами, Мазуи (1927), Хэчем и Доуком (Hatch a. Doak, 1933а, 1933б), Красовской (1952б), Щербаковой (1955). Хэч, Доук и Красовская считают, что микориза не только не замедляет роста корней дуба, но стимулирует ростовые процессы, так как при этом появляется масса новых точек роста боковых корней, выражающаяся в образовании коралловидных, гроздевидных и пр. ветвлений микориз. Щербакова также наблюдала усиленное



ветвление корешков, впоследствии превращавшиеся в микоризы, и отмечала, что оплетение корня мицелием не мешает его росту, так как гифы грибов в межклетники меристематической ткани корня не проникают.

Образование микоризы связано с медленно растущими корешками и почти никогда не наблюдается на быстро растущих ростовых корнях (Красовская, 1952а; Самцевич, 1955; Лобанов, 1953). Робертсон (1954) проследил образование сети Гартига и в длинных боковых корнях, но в этих случаях на вершине корня ее не было. Пример образования микориз на ростовых корнях мы имеем и у Саляева (1955), наблюдения которого показали, что при замедлении роста этих корней в условиях временного застоя воды в почве микориза может образоваться и на них. Грибы, разрастаясь к кончику корня, образуют сеть Гартига в местах, где находятся живые клетки паренхимы первичной коры. В зоне перехода корня во вторичное строение распространение гиф грибов происходит уже внутри мертвых клеток. В последующих работах Саляев (1959) опровергает сложившееся мнение, что ростовые корни иммунны по отношению к микоризообразующим грибам. По его данным, ростовые корни у ели разделяются на быстро и медленно растущие, и последние бывают заражены микоризообразующими грибами.

Подробную картину формирования микориз нарисовал Власов (1955). Автор пишет, что вначале гриб, обрастая корешки, образует сеть Гартига и грибной чехол. В это время изменяется внешний вид и внутреннее строение корешка, ограничивается рост в длину и задерживаются процессы пробкования и перехода ко вторичному строению, но начинается усиленное боковое ветвление. На образование микоризы лишь на не опробковевших сосущих корешках указывает и Михович (1952).

Мы также считаем, что пути проникновения и развития гриба могут быть различными в зависимости от состояния обоих партнеров и почвенных условий. Гриб приостанавливает рост сосущих корешков в длину, но стимулирует ветвление, и, следовательно, ростовые процессы в корне не прекращаются.

Опробковевшие корни никогда не образуют микоризу, несмотря на возможное обильное обрастание их микоризообразующими грибами. Ткани корня микоризы остаются, по-видимому, долго жизнеспособными, на что указывает наблюдающееся прорастание микориз.

При исследовании строения микориз очень важно получить хороший препарат, позволяющий разобраться в отношениях, существующих между грибом и клетками корня, в частности определить глубину проникновения сети Гартига, наличие эктотрофной или экто-эндотрофной инфекции, строение чехла и пр. Большую помощь могут оказать способы фиксации и окраски микориз, рекомендуемые Горбуновой (приложение 1).

## ФОРМЫ И СТРОЕНИЕ МИКОРИЗ СОСНЫ И ДУБА

Впервые формы микориз для сосны были детально описаны Мелином (1927). Классификация, предложенная им, и до сих пор широко используется многими учеными.

Мелин (1927) и Бьörкман (1942), несмотря на большое количество наблюдаемых ими разнообразных микориз, разграничили микоризы сосны и ели на четыре типа: А, В, С и D.

Тип А характеризуется простым и вильчатым ветвлением у сосны и простым и моноподиальным ветвлением у ели. Цвет микориз от серо-белого до темно-коричневого. Толщина чехла от 0 до 80 мк. Грифы от чехла отходят в очень редких случаях. Отходящие от грибного чехла грибные тяжи наблюдаются только у красно-желтых микориз.

Тип В отличается тем, что микориза сидит на длинной ножке. Структура, присущая микоризе, наблюдается только на конце сосущего корешка, а на остальной части строение как у псевдомикоризы. В остальном тип В близко подходит к типу А.

Типу С свойственна в основном клубневидная микориза, состоящая из коротких сросшихся вместе зараженных корешков, заключенных в общий грибной чехол. Встречаются и неразветвленные микоризы, подобные типу А, единственное отличие которых от А толстый, лохматый грибной чехол. Цвет микориз желто-серый. От грибного чехла обычно отходят многочисленные сильные тяжи гиф. Авторы относят этот тип к видам *Boletus*.

Тип D состоит из двух подтипов Da и Dn. Оба подтипа имеют вильчато разветвленные микоризы черного цвета. Микориза подтипа Da состоит из двух чехлов — первый из них образован микоризообразующими грибами, второй грибами псевдомикоризы. Dn образуется грибом *M. g. nigrostrigosum*, относящимся к *Сепососсит graniforme*.

Харли (1959), изучая микоризы бука, пришел к заключению, что внешние формы у них более или менее одинаковые с хвойными, и распределил их по уже имевшимся четырем типам.

Микоризы дуба в основном описаны советскими авторами (Частухин, 1952б; Лобанов, 1953; Власов, 1952а, 1955, 1956; Красовская, 1952а; Алесковский, 1954; Мишустин, Пушкинская и Мирзоева, 1951; Щербакова, 1955; Самцевич, 1953а и Иванова, 1958).

Микоризы дуба принадлежат как к эктотрофным, так и экто-эндотрофным формам и различаются по ветвлению, окраске и строению чехла. Описаны белые, черные, желто-бурые, желтовато-зеленые, серно-желтые, рыжеватые, коричневатобурые и коричневые микоризы. По строению чехла наблюдались микоризы гладкие, волосистые, щетинистые. Кроме того, грибной чехол может быть плотно оплетенным и рыхлоплетенным (Ча-

стухин, 1952б; Власов, 1955). Ванин и Ахремович (1952), Алесковский (1954), Мишустин, Пушкинская и Мирзоева (1951) описали грибницу — наличие пряжек, толщину и цвет отходящих от грибного чехла гиф.

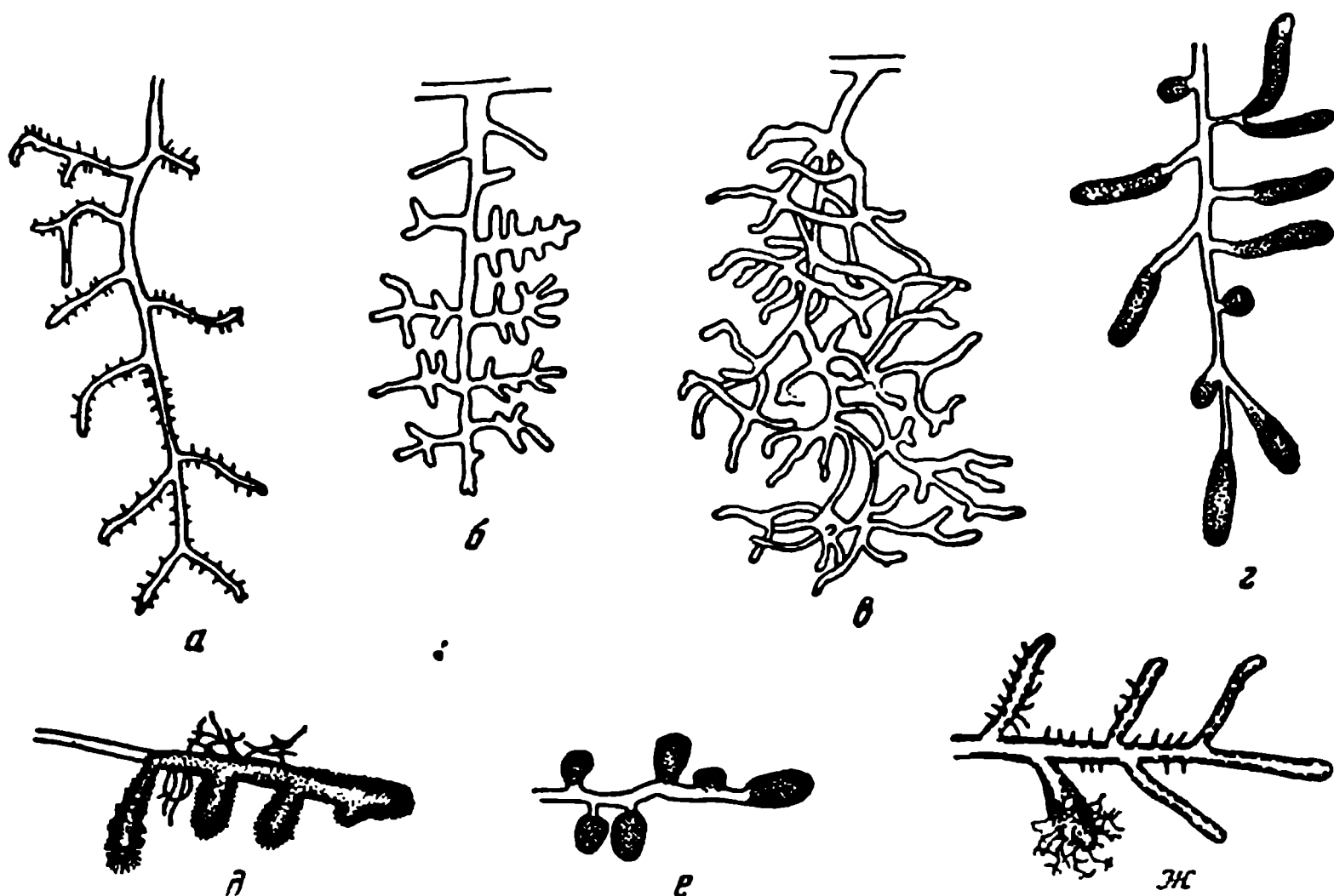


Рис. 20 Формы микориз дуба

а — немикоризные корешки; б — папоротниковидные микоризы; в — гроздевидные микоризы; г — удлиненно-булавовидные микоризы; д — бурые коротко-булавовидные микоризы; е — черные коротко-булавовидные микоризы; ж — булавовидные микоризы (по Власову, 1955)

Общей классификации микориз дуба не существует. Наиболее часто наблюдаемая всеми авторами форма микориз — одиночная, булавовидная. Кроме нее, Мишустин, Пушкинская и Мирзоева (1951) описали вильчато разветвленные и гроздевидно разветвленные микоризы. Частухин видел коралловидные и напоминающие елку микоризы. Власов, кроме того, упоминает о папоротниковидно и древовидно разветвленных. Лобанов (1953) пишет, что микоризы дуба в случае полного развития собраны в кисти. По данным Власова (1956), наиболее простым типом ветвления отличаются бурые микоризы, которые обычно бывают булавовидными. Ветвление серых, палевых, белых и желтых более разнообразно. Последние распространены в виде древовидных, папоротниковидных и гроздевидных (рис. 20).

Из советских ученых классифицировать микоризы дуба пытались лишь Власов (1956) и Щербакова (1955). Власов предполагал, что их можно разделить на группы по сочетанию двух признаков — окраске грибного чехла и гиф и характеру ветвления микориз. Щербакова (1955) различала микоризы дуба по

характеру мицелия гриба, образующего микоризу. В основном Щербакова выделяет пять типов: А, В, С, D и Е с подразделением по окраске. К типу А она относит светлоокрашенные микоризы, а к типам В, С, D и Е — темноокрашенные. Среди типа А, основываясь на толщине чехла, его строении и глубине проникновения гриба в межклетники корня, автор различает еще четыре подтипа.

Наиболее подробную объединяющую классификацию эктрофных микориз всех древесных пород предложил Доминик (1956б, 1959), являющуюся трудом 30-летнего изучения им микориз в природных условиях. Автор положил в основу своей классификации строение и цвет грибного чехла микориз. По строению чехла Доминик делит микоризы на подтипы. Цвет грибного чехла служит для подразделения подтипов на категории, количество которых в каждом подтипе варьирует от 1 до 9.

Наличие целого ряда грибов, способных образовывать микоризу с одним видом какой-либо древесной породы, вызвало предположение, что по формам микориз до некоторой степени можно судить о грибе, их образующем (Крангауз, 1955).

Мазун (1927) считал, что структура микоризы зависит в первую очередь от вида гриба, который играет большую роль, чем растение. По наблюдениям Мирчинк (1953), не только различные виды грибов могут образовывать один и тот же тип микоризы, но и у одного и того же вида гриба морфология микориз может быть различной. Исключение составлял гриб *Seposossit grapiforme*, образующий специфичную черную микоризу сосны.

Келли (1952) придерживается другого мнения, предполагая, что форму микориз определяет не вид гриба, а высшее растение. Янг (1947) считает, что форма и строение микориз зависят не только от почвенных условий, но и от обоих симбионтов. Мелин (1925) связывает строение чехла с активностью гриба. У гриба, находящегося в менее вирулентном состоянии, микоризы не типичны, и грибной чехол может не образоваться. Однако Шемаханова (1960), а также Рейнер (Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949), Мирчинк (1953), Эглите (1955) показывают, что форма и строение микориз у сосны определяются в первую очередь условиями среды, причем в основном содержанием минеральных и органических соединений.

Данные, полученные нами при образовании микоризы сосны с *Boletus luteus* в стерильных культурах, показали, что в зависимости от окружающих условий грибной чехол микоризы может быть тонкий, толстый, гладкий и с отходящими от него гифами. У микориз, образовавшихся в вариантах с большими дозами глюкозы, чехол плотный и толстый, с отходящими от него редкими темно-коричневого и даже черного цвета гифами. Грибница в среде также темноцветная с большим количеством тяжелой коричневого цвета и темно-коричневым экссудатом на гифах. В ва-



Рис. 21. Поверхность микоризы сосны. Видна просвечивающая сеть Гартига, образованная *Boletus luteus*

риантах с малыми количествами глюкозы чехол у микориз гладкий и тонкий, часто с просвечивающей сверху сетью Гартига (рис. 21). Четковидной микоризы встречалось особенно много в вариантах с содержанием фосфора в дозах 0,25 и 0,5 от полной дозы (0,5 г на 1 л) среды. Начиная с содержания глюкозы 0,25 г на 1 л среды, количество четковидной микоризы в этих вариантах увеличивалось с увеличением глюкозы, и большее ее количество наблюдалось при 20 г на 1 л среды. Четковидные микоризы представляли собой проросшие и вновь образовавшиеся микоризы. Количество четок на одной микоризе наблюдалось от трех до четырех штук. Ввиду того, что четковидные формы связаны с более плотным чехлом из темноцветных гиф, очевидно, последний затруднял обмен между сеянцем и окружающей средой, это и влекло за собой прорастание микоризы. Однако наличие сильно развитой грибницы в среде вновь приводило к образованию последней.

Наиболее распространенные формы микориз во всех вариантах — одиночная и вильчатая. Коралловидная, как указывалось выше, в некоторых вариантах не встречалась вовсе или встречалась в незначительном количестве. При наличии в среде аспара-

гина, пептона и гидролизата казеина коралловидная микориза не образовывалась.

Рейнер и Нелсон-Джонс указывают, что особенности строения микориз являются чувствительным индикатором процессов превращения органических веществ в почве.

По данным Эглите (1955), образованию гроздевидных и клубневидных микориз способствует недостаток усвояемых соединений азота в почве. Вильчатые микоризы с тонким грибным чехлом, а также и коралловидные образовывались лишь в почве с высоким содержанием гумуса или удобренной полным минеральным удобрением. Кушниренко (1960) считает, что морфологическое разнообразие микориз может быть связано не только с различными формами грибов-микоризообразователей, но и с условиями питания древесных пород и физическими свойствами почвы. По его данным, внесение NPK увеличивало количество сложноветвящихся микориз. Действие одного Р было слабее, но в этом случае наблюдалось преобладание белых микориз над темноцветными. Не отрицает влияния почвенных условий на форму образующихся микориз и Келли (1952), который полагает, что микоризы при грубом обобщении могут служить индикаторами состояния почвы. Автор указывает, что коралловидные микоризы встречаются в грубом гумусе, гроздевидные характерны для почв, бедных органическими веществами, ожерелевидные свойственны засушливым условиям, а кустовидно разветвленные — пескам.

На основании своих данных, Мирчинк (1953) пришла к выводу, что различное содержание гумуса в почве оказывает влияние не только на морфологию, но и на анатомическое строение микориз сосны, причем морфолого-анатомические признаки являются до некоторой степени и показателями взаимоотношений между симбионтами. Например, в почвах с малым содержанием гумуса (до 3%) преимущественно образовалась эндотрофная, а с содержанием гумуса до 4% эктотрофная микориза.

Указанное Бьörкманом (1942) большое разнообразие по внешнему виду и структуре форм микориз внутри каждого типа данной им классификации микориз сосны, по-видимому, связано с условиями их местообитания. Микориза типа А в водной среде была тонкая и без чехла, а в другом типе почв, наоборот, имела толстый чехол. У одних микориз этого же типа образовывалась сильноразвитая сеть Гартига, в то время как у других она была выражена слабо.

Связать формы микориз дуба с эколого-географическим распределением микоризообразующих грибов пытался Алесковский (1954), а с типами почв Мишустин, Пушкинская и Мирзоева (1951), последние указывают, что наиболее бедное ветвление, характеризующееся формой одиночных булавовидных микориз, наблюдается в черноземах. В темно-серых и серых лесных поч-



вах и солонцах отмечалось более сильное ветвление микоризных окончаний. В серых лесных почвах одиночных микориз практически не было. Различие в ветвлении ученые объясняют условиями произрастания дубов, которые на черноземах развивались хуже.

С почвенными условиями связывал и Харли (1937) формы микориз, встречающиеся у бука. На кислых почвах Харли описал кистевидные, а на сильно кислых унавоженных почвах — клубневидные микоризы. О зависимости строения и форм микориз от содержания глюкозы в корнях бука писали Харли и Уэд (цит. по Харли, 1959).

Цвет микориз также изменяется с возрастом (Шемаханова, 1960; Ситникова, 1952, 1953; Трубецкова и Михалевская, 1955; Кушниренко, 1960) и в зависимости от условий окружающей среды (Шемаханова, 1960), вследствие чего не может служить устойчивым систематическим признаком.

Мишустин, Пушкинская и Мирзоева (1951) связывают цвет гиф с почвенными условиями, указывая, что в черноземах преобладают светло-коричневые гифы, в солонцах темно-коричневые, а на пойме — бесцветные. По данным Частухина (1952б), для черноземов Воронежской обл. характерны белые микоризы, а в лесных почвах преобладают темноцветные формы. Наконец, Буллард и Доминик (Bouillard a. Domínik, 1958) решающее значение при образовании разных типов микориз не почвенно-климатическим условиям, а фитосоциологическим взаимоотношениям.

В заключение следует сказать, что в классификации Доминика лежит несомненно здоровое начало — систематизирование встречающихся микориз по одним определенным типам, что может впоследствии облегчить задачу расшифровки плеоморфизма того или иного микоризообразующего гриба. Однако в настоящее время подобная классификация уже не может удовлетворить исследователей и необходимо заняться ее упорядочением и приурочить описанные формы микориз на основе уточнения систематического положения гриба, участвующего в образовании микориз, к определенным микоризообразователям. Такой подход поможет намного упростить классификацию, тем более что форма и строение чехла в сильной степени связаны с факторами окружающей среды. Большую роль сыграет при этом изучение условий образования микориз в стерильных культурах, проводимое совместно с описанием встречающихся в природе микориз, непосредственно связанных с плодовыми телами.

Возникает вопрос: всегда ли вильчатость сосущих корешков является признаком микоризности? Эглите (1955), например, предполагает, что вильчатость всегда связана с микоризой и наличие последней ее определяет. Однако мы считаем, присо-

единаясь к мнению Мелина, а также Рихарда (1961), что вильчатость у сосны не всегда сопутствует образованию микоризы. Хэч (1937) отмечал обильное вильчатое ветвление у *Pinus taeda* при выращивании последней в чистой культуре с источником азота в виде нуклеиновой кислоты.

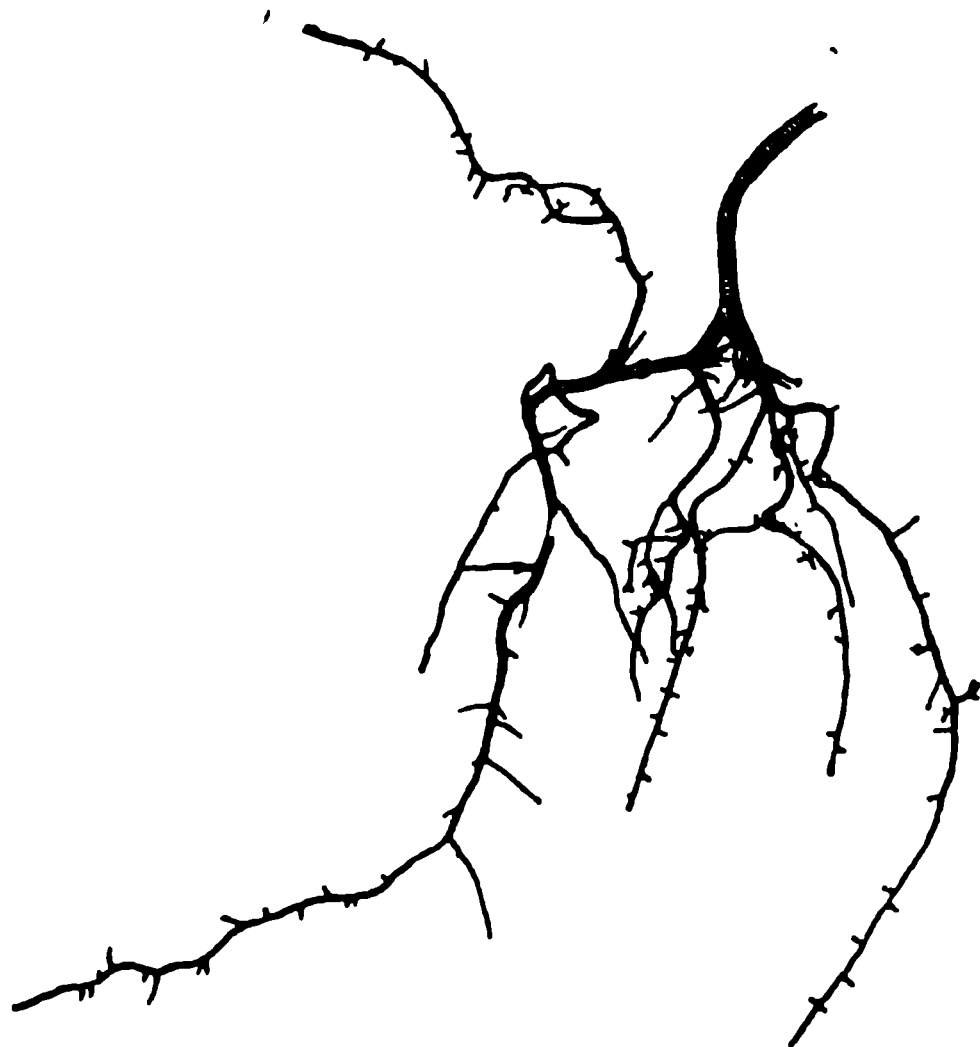


Рис. 22. Ветвление сосущих корешков у однолетних сеянцев сосны в чистой культуре после внесения *Boletus bovinus*

Сланкис (1948, 1949, 1950) наблюдал вильчатое ветвление корешков при добавлении  $\beta$ -индолилуксусной и  $\alpha$ -нафтилуксусной кислот к культуре изолированных корешков сосны. Мы получали в тех же условиях вильчатость и даже коралловидность сосущих корешков сосны при внесении  $\alpha$ -нафтилуксусной кислоты и культуральных жидкостей из-под грибов. То же самое мы наблюдали при внесении суспензированных в питательной среде чистых культур грибов *Boletus luteus* и *Boletus bovinus* под асептические сеянцы сосны, где вильчатое и коралловидное ветвление корешков произошло при полном отсутствии на них грибов (рис. 22). На анатомических срезах таких корешков ни грибного чехла, ни сети Гартига не обнаружено. Поскольку микориза в данном случае не образовалась, мы предполагаем, что ветвление корешков вызвано продуктами метаболизма грибов. Левизон (1960) описывает аналогичные случаи, когда чистые культуры микоризообразующих грибов *Boletus bovinus*, *B. granulatus*, *Rhizopogon luteolus*, *Mycelium nigrostrigosum* вызывали ветвление сосущих корешков у сосны, не образуя микоризы.

Образование типичной эктотрофной микоризы у сосны можно представить себе следующим образом: вначале гриб, выделяя продукты своего метаболизма, вызывает усиленное ветвление сосущих корешков, которое в зависимости от их вида (гетероауксин или  $\alpha$ -нафтилуксусная кислота) может быть вильчатым или коралловидным. Затем гриб или сразу образует грибной чехол или вначале внедряется в корень, а затем уже и обрастает его в виде чехла. В обоих случаях, растворяя межклеточную пластинку, мицелий гриба разрастается между клетками, образуя сеть Гартига. В зависимости от окружающих условий чехол может быть и тонким, и толстым, и гладким, и с отходящими от него гифами. Поэтому связывать виды грибов с определенными формами микориз, встречающимися в природе без учета условий их образования, не совсем правильно.

Считаем уместным остановиться в данной главе и над расшифровкой понятий терминов эктотрофной, эндотрофной и экто-эндотрофной микориз. Собственно, мы не совсем согласны с определением Лобанова (1953) термина экто-эндотрофных микориз, к которым автор по существу отнес эктотрофные микоризы, и считаем более правильным, согласно Мелину (1925), Хэгкайло (1957) и другим, разграничение на эктотрофные и эндотрофные микоризы.

Целесообразнее было бы разграничить степень эктотрофной инфекции, но типы микориз с одним грибным чехлом, а также грибным чехлом и сетью Гартига несомненно следует отнести к эктотрофным микоризам.

### *Глава III*

## **ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ОБРАЗОВАНИЕ МИКОРИЗ У ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД**

### **ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ И СВЕТА НА МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ**

Образование микориз в значительной степени зависит от факторов окружающей среды, определяющих состояние обоих партнеров — гриба и высшего растения. Из основных условий, от которых может зависеть микоризообразование, не говоря уже о свойствах гриба, следует выделить питательные вещества, свет, кислотность, микроэлементы, влажность, температуру и биотические факторы. Особенно большое значение приобретают отдельные факторы и их сочетание в период формирования микориз. Факторы, способствующие микоризообразованию, определялись в полевых, вегетационных опытах и в стерильных культурах.

По данным зарубежных ученых (Харли, 1959), минеральные удобрения, внесенные в почву, не способствуют микоризообразованию у сосны. Не касаясь детально этого вопроса, поскольку он подробно освещен у Харли, укажем лишь на то, что по данным Хэча (1937), Митчелла, Финна и Розендаля (Mitchell, Finn a. Rosendahl, 1937) и Бьörкмана (1949), микориза у сосны лучше образуется в почве, не удобренной минеральными соединениями.

Хэгкайло (1957) отмечает, что наличие легкодоступного минерального питания (НРК) угнетает образование микоризы у хвойных пород, которая часто в этих условиях не образуется вовсе. Следовательно, добавление в почву неорганических удобрений может даже полностью подавить микоризообразование. Мелин (1925), Мак-Комб (1943), Мак-Комб и Гриффитс (McComb a. Griffith, 1943) и Рутен и Даусон (Routien a. Dawson, 1946) пишут, что лучшее образование микоризы у сосны и ее более эффективное действие отмечались в малоплодород-

ных почвах, а не при снабжении легко усваиваемыми элементами минерального питания.

Советские исследователи [Пушкинская, 1952; Рунов, 1952, 1955; Щербаков и Мишустин, 1950; Власов, 1952а, 1955; Лобанов, 1952а; Самцевич, 1952а, 1955 и Большакова, Петрова и Кудрина (цит. по Мишустину, 1955)], применив минеральные удобрения для стимулирования микоризообразования у дуба, пришли к тем же результатам. Из минеральных соединений в основном использовался фосфор, который применялся в виде суперфосфата. Количество внесенного суперфосфата варьировало от 3 до 7,5 г на лунку. Действие суперфосфата испытывалось в черноземах, в каштановых, темноцветных и лесных почвах. Полученные данные показали, что во многих случаях применение суперфосфата не оказало стимулирующего действия на микоризообразование. Внесение суперфосфата в темноцветные почвы в некоторых случаях даже угнетало образование микориз. Добавление суперфосфата в лугово-каштановые и светло-каштановые почвы не стимулировало микоризообразование (Власов, 1952а).

Благоприятный эффект наблюдался лишь у Щербакова и Мишустина (1950), Пушкинской (табл. 6) и Рунова при внесении суперфосфата в черноземы и у Пушкинской в серые лесные почвы. Минеральные удобрения вносились Пушкинской в черноземы в количестве N — 20 кг, P — 45 кг; K — 30 кг на 1 га.

Т а б л и ц а 6

*Действие фосфора на образование микоризы у однолетних сеянцев дуба; Белые пруды (Пушкинская, 1952)*

| Вариант                | Число сеянцев с микоризой, % | Интенсивность микоризообразования, баллы |
|------------------------|------------------------------|------------------------------------------|
| Контроль . . . . .     | 14,2                         | 0,25                                     |
| Лесная почва . . . . . | 28,5                         | 0,33                                     |
| НРК . . . . .          | 50,0                         | 0,60                                     |
| N (1/3 P *)K . . . . . | 0                            | 0                                        |

\* Гранулированный суперфосфат.

Такое же благоприятное действие оказал у Пушкинской фосфор в серой лесной почве, внесенный вместе с калием (РК) и калием и азотом (НРК). Особенно эффективное действие было отмечено при внесении тройных доз фосфора в полное минеральное питание (N/3P/K, с добавлением увеличенных доз K и N, N/3P/2K/ и N/3P/K + N).

Самцевич (1952а, 1954, 1955) в вегетационных опытах, испытав действие азотистых удобрений (NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>, NaNO<sub>3</sub>,

( $\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ), фосфорных удобрений ( $\text{Na}_2\text{H}_2\text{PO}_4$  и  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ ), а также совместное внесение фосфорных и азотистых соединений [ $\text{Na}_2\text{HPO}_4 + \text{NH}_4\text{NO}_3$  и  $\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ ] в южных черноземах, пришел к заключению, что они угнетали микоризообразование.

Работы, проведенные в условиях чистых культур Бьörкманом (1942) и Шемахановой (1960), показали, что полученное отрицательное действие легкодоступных для растения минеральных соединений на образование микоризы может зависеть от соотношения азота и фосфора. Влияние азота и фосфора на микоризообразование у сосны *Pinus silvestris* Бьörкман изучал с грибом *Rhizopogon roseolus* и Шемаханова с *Boletus luteus*.

В наших опытах, которые проводились на вермикулите с добавлением 150 мл на колбу среды Мелина (Мелин и Нильсон, 1950, 1952) при рН 4,8, источником азота служил кислый фосфорнокислый аммоний [ $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ ], а фосфора — двухосновной фосфат калия ( $\text{K}_2\text{HPO}_4$ ). Оба соединения вносились в виде полной, 0,5; 0,25 и 0,167 дозы от количества нормально употребляемой в среде Мелина. Внесенные количества  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  и  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  в примененных нами вариантах с пересчетом N и P, а также полученные нами данные, представленные в табл. 7, показали, что основную роль при микоризообразовании играет количество азота и фосфора и их соотношение. При прочих равных условиях одновременное внесение слишком больших или чрезмерно малых количеств обоих элементов приводит к отсутствию микоризы. Чрезмерное увеличение фосфора по отношению к азоту также не благоприятствует микоризообразованию. Лучшее микоризообразование достигается при умеренном снабжении азотом и фосфором. Большое значение имеет азот.

Т а б л и ц а 7

Влияние различных доз фосфора и азота в среде на микоризообразование

| Доза азота, мг                                   | 1 N (7,95)  |              |               |                | 0,5 N (4,0) |              | 0,25 N (1,37) |               | 0,167 N (1,34) |                |
|--------------------------------------------------|-------------|--------------|---------------|----------------|-------------|--------------|---------------|---------------|----------------|----------------|
|                                                  | 1 P (13,35) | 0,5 P (6,68) | 0,25 P (3,34) | 0,167 P (2,28) | 1 P (13,35) | 0,5 P (6,68) | 1 P (13,35)   | 0,25 P (3,34) | 1 P (13,35)    | 0,167 P (2,28) |
| Доза фосфора, мг                                 |             |              |               |                |             |              |               |               |                |                |
| Общее количество внесенного фосфора, мг          | 22,14       | 15,47        | 12,13         | 11,07          | 17,78       | 11,11        | 15,53         | 5,52          | 14,36          | 3,27           |
| Среднее количество окончаний на сеянец . . . . . | 2,16        | 2,87         | 0             | 0              | 12,0        | 23,33        | 2,80          | 6,83          | 0              | 0              |



Подводя итог данным, полученным при помощи метода стерильных культур, вегетационных и полевых опытов, можно сказать, что последние полностью подтверждают значение соотношения минеральных веществ (азота и фосфора) для развития микоризы и убеждают в необходимости при внесении фосфорных и азотных минеральных соединений учитывать содержание легкодоступных соединений азота и фосфора в почве в местах посадок лесных пород.

В условиях черноземных почв, характеризующихся связанным фосфором, ощущается недостаток этого элемента по сравнению с азотом, и внесение его в некоторых случаях создает благоприятное соотношение для развития микоризы. То же происходит и в серой лесной почве, богатой азотом, где, по данным Мишустина, Пушкинской и Мирзоевой (1951), внесение азотистых удобрений отрицательно сказалось на микоризообразовании. В данных случаях повышение доз фосфорного и калийного удобрения снимает угнетающее действие азотистых соединений. В то же время обильная заправка почвы органическими и минеральными удобрениями на бедных почвах способствует образованию доброкачественной микоризы у сосны (Эглите, 1955).

Очень нагляден уже описанный нами вегетационный опыт, поставленный Самцевичем (1952а, 1955), в котором наблюдалось угнетение микоризообразования при внесении азота и фосфора. Данные, полученные Самцевичем, как, кстати, он и сам указывает, зависели от высоких доз внесенных им удобрений, а также и обилия питательных веществ в самой почве, что согласуется и с нашими данными и с данными Бьörкман, полученными для сеянцев сосны, которые показали, что завышенные дозы азота и фосфора не способствуют образованию микориз. Самцевич свои данные объясняет несколько иначе, он считает, что грибы-микоризообразователи не нуждаются в азотистых соединениях, которые они берут от растения-хозяина, а само растение в этих условиях приобретает большую сопротивляемость к инфекции. Однако результаты работ Трубецковой, Михалевской и Новичковой (1955), полученные ими в условиях вегетационного опыта при выращивании однолетних сеянцев дуба, вполне подтверждают данные Бьörкман и наши. При одновременном обильном снабжении азотом ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) и фосфором ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ) микориза в опытах авторов, как правило, не образовывалась. Наиболее же благоприятные условия для образования заключаются в умеренном снабжении обоими элементами.

Сдвигом в неблагоприятную для микоризообразования сторону соотношения азота и фосфора, по-видимому, и объясняют те случаи, когда, как указывает Хэгкайло (1957), внесение в почву минеральных удобрений полностью его подавляет.

Образование микоризы в сильной степени зависит и от интенсивности света. Лучшее микоризообразование наблюдается при интенсивном освещении, но с одновременным снижением содержания фосфора в среде (рис. 23 и 24). Количество обра-

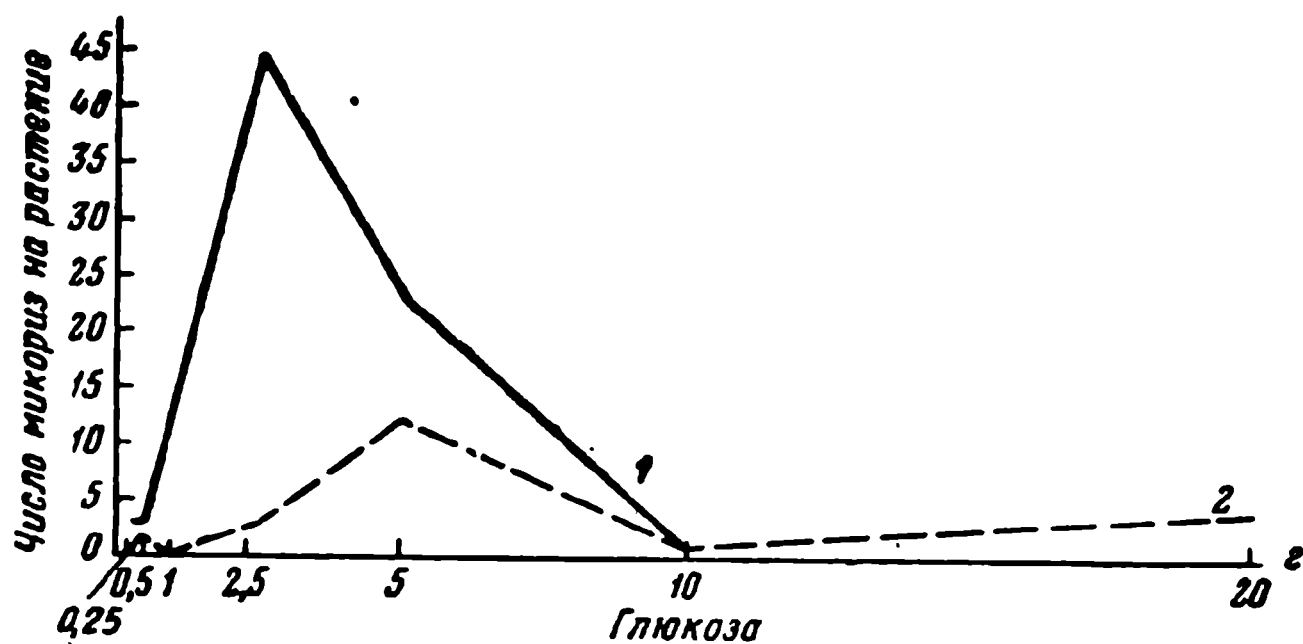


Рис. 23. Влияние интенсивности света на образование микоризы у сосны при дозе фосфора 0,5 от основной

1 — количество микориз при интенсивном освещении (3593 люкс);  
2 — количество микориз при слабом освещении (771 люкс)

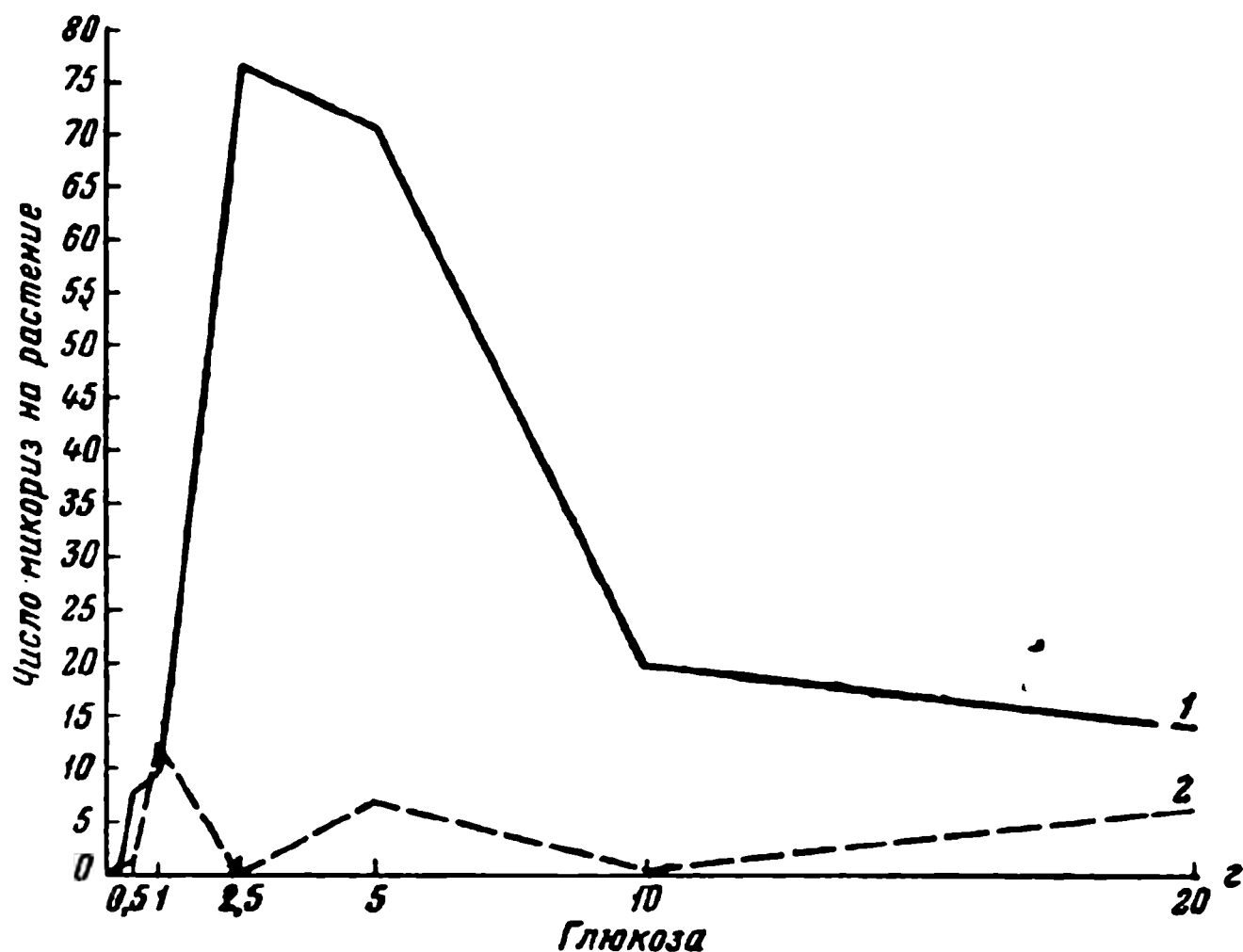


Рис. 24. Влияние фосфора на образование микоризы у сосны при дозе фосфора 0,25 от основной

1 — количество микориз при интенсивном освещении (3593 люкс); 2 — количество микориз при слабом освещении (771 люкс)

зовавшихся микориз в опыте было обратно пропорционально количеству внесенного фосфора. Интенсивный свет при снижении количества азота или одновременно азота и фосфора также в бóльшей степени способствует образованию микоризы, чем слабый (рис. 25). При интенсивном свете уменьшенное количество азота по отношению к фосфору или фосфора по отношению к азоту сильно способствует образованию микоризы. При слабом свете такое соотношение, наоборот, угнетает, причем в большей степени при недостатке фосфора, чем азота. Степень микоризообразования зависит и от количества вносимой глюкозы (рис. 23, 24 и 26).

Лучшее микоризообразование было достигнуто в варианте с половинной дозой азота при внесении от 0,5 до 5 г глюкозы, а при уменьшенных дозах фосфора при 2—5 г глюкозы на 1 л среды. Внесение больших доз глюкозы не мешало образованию микориз лишь при полных дозах азота и фосфора или при снижении дозы Р по отношению к N. При снижении дозы N по отношению к Р микориза вовсе не образовывалась. Количество внесенной глюкозы представлено в 1 г/л среды.

Полученные данные о значении освещения и соотношения азота и фосфора в среде для микоризообразования у сосны с *Boletus luteus* совпадают с данными Бьörкмана для *Rhizoglyphus roseolus*, положившими основание его гипотезе, устанавливающей связь между интенсивностью фотосинтеза, количеством усвояемых азота и фосфора и микоризообразованием, и позволяют считать указанные условия закономерными для микоризообразования у хвойных пород. Интенсивный фотосинтез при недостатке азота и фосфора, необходимых для построения белка, способствует накоплению углеводов в корнях растений, что приводит к образованию микоризы.

Значение света для образования микориз было подтверждено и в полевых опытах (Венжер, 1955; Семихненко, 1952; Буйард, 1960).

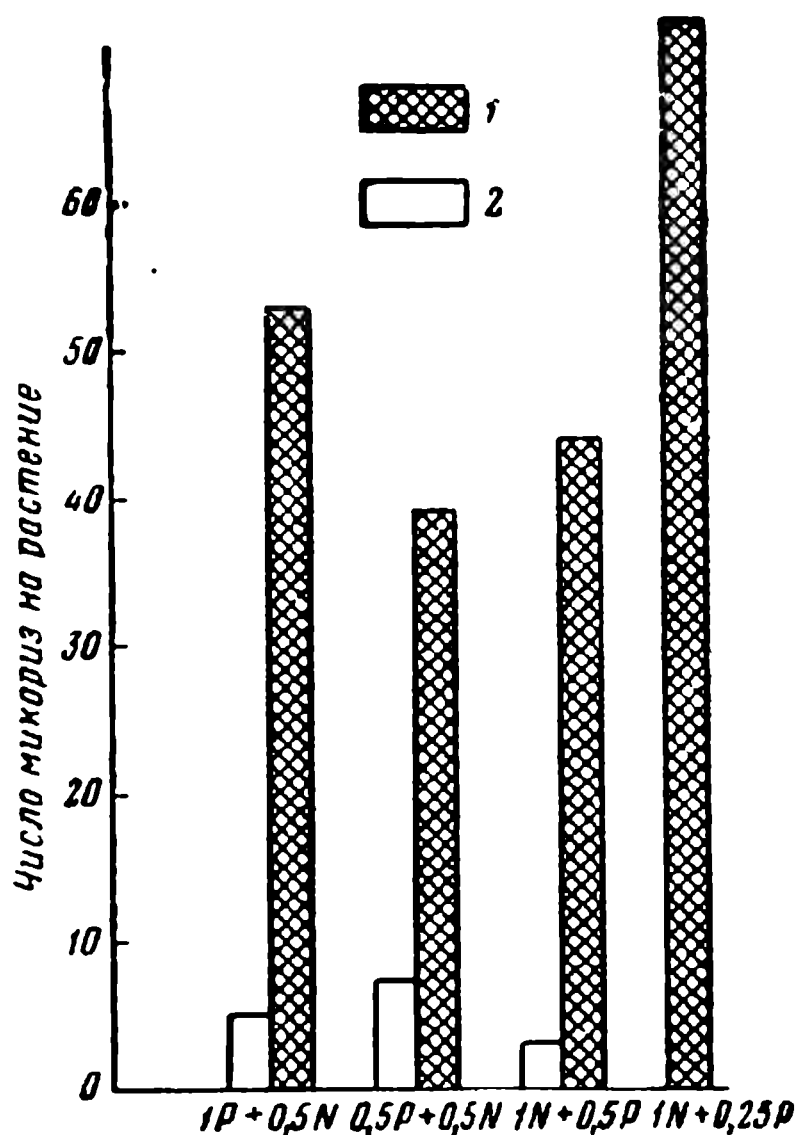


Рис. 25. Влияние интенсивности света при различных дозах азота и азота и фосфора на микоризообразование у сосны

1 — 3593 локс; 2 — 771 локс

Венжер (1955) проводил опыты с сеянцами *Pinus taeda* в Северной Каролине в лесу и на открытой площади. Освещение в лесу равнялось 31% от полного солнечного света на открытой площади. Подсчет автором образовавшихся микориз показал тесную связь количества образовавшихся микориз с интенсивностью света. Сильное освещение стимулировало образование микориз.

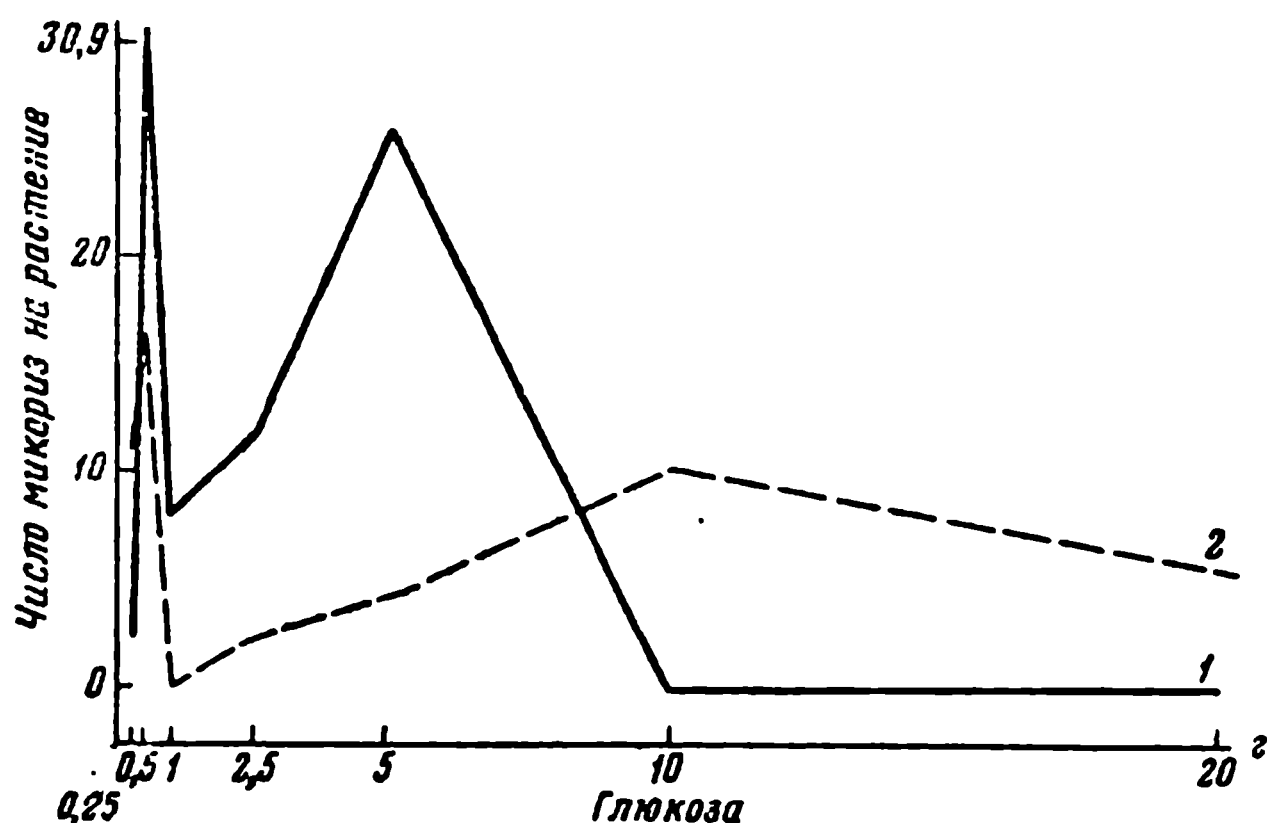


Рис. 26. Влияние различных доз азота и глюкозы на микоризообразование у сосны

1 — 0,5 N; 2 — 1,0 N

Семихненко (1952) подтвердил наличие подобной связи между затенением сеянцев, угнетением их роста и образованием микоризы.

Аналогичную закономерность, т. е. зависимость микоризообразования от освещенности, установил и Буйард (1960), при этом автор особенно подчеркивает связь между образованием микориз и фотопериодичностью. Буйард указывает, что микоризообразование происходит интенсивнее при длительном освещении в более слабом свете, чем при кратковременном, но сильном освещении.

Интересны, казалось бы, противоречивые данные Михалевской (1953), которая пишет, что для образования микориз не обязательно наличие фотосинтеза. Автор наблюдал микоризообразование у дуба на корнях невзошедших проростков. Однако в данном случае микориза развивалась за счет углеводов семядолей, которые из-за отсутствия надземной части целиком остались в семядолях и корне и способствовали микоризообразованию. Микола (1948) указывает, что гриб *Сепососсит гранифогте* образует микоризы только при более низкой интенсивности света, развиваясь на сеянцах, растущих под густым покровом леса.

## ВЛИЯНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ НА МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ

Из органических веществ почвы большое значение для микоризообразования придается гумусу. Впервые образование микориз у древесных пород с природой и содержанием гумуса в почве связал Франк (1885а, 1887, 1888, 1892). В дальнейшем Мелин (1925) нашел, что корни хвойных пород в сырых гумусовых почвах полностью микоризны.

Зависимость микоризообразования от количества гумуса в почве подтвердили работы Мирчинк (1953), Михович (1952) и Янг (1947). Янг отмечал, что микориза развивается хорошо лишь при достаточном количестве гумуса, при низком последняя может перейти в псевдомикоризу.

По данным Мирчинк, микориза сосны в почвах с малым содержанием гумуса (до 2%) в первый год жизни сеянцев совсем не развивалась. По мере увеличения количества гумуса увеличивалась и интенсивность образования микориз. При наличии гумуса от 2,2 до 2,73% микориза наблюдалась уже на 60% сеянцев, а при 4% гумуса — на 83%. Почвы, богатые органическими веществами, например из-под многолетних трав (Фомин, 1950), способствовали микоризообразованию. Большое влияние органических удобрений на процесс микоризообразования у дуба отмечали Мишустин (1951) и Фомин (1950).

Данные, показывающие влияние органических веществ на микоризообразование у дуба, есть у Пушкинской (1952), Красовской (1952), Красовской и Смирновой (1950), Возняковской (1954) и Самцевич (1952а). В качестве органических удобрений в основном использовались коровий и конский навоз и перегной. Полученные результаты (Пушкинская, Возняковская, Самцевич) показывают, что внесение навоза или перегноя в мощные и южные черноземы угнетало образование микориз.

Внесение же навоза в солонец, темно-серую (Пушкинская, 1952) и лугово-черноземную почву (Красовская и Смирнова, 1950) оказало положительное действие на микоризообразование (табл. 8). Фомин (1950) также указывал на навоз как средство, способствующее образованию микоризы.

Добавление в лугово-черноземную почву перегноя-сыпца из выветрившегося опилочного навоза в количестве 150 и 500 г на фоне лесной почвы даже во влажный год дало резко отрицательный результат.

По данным Рейнер и Нелсон-Джонс (1949), удобрение компостами бедных почв верещатника вызывало усиленное образование боковых корешков и микориз и способствовало росту сеянцев сосны. Однако Эглите (1955, 1956б), испытывая действие органических удобрений (компоста из хмеля, лесной подстилки

*Действие органических удобрений на образование микориз и развитие однолетних сеянцев дуба. Полевой опыт на лугово-черноземной, солонцеватой почве (Красовская и Смирнова, 1950, 1952)*

| Вариант опыта                                          | Развитие надземных частей дубков, % к контролю |                                      |                                          |                   | Число зараженных корней, % |      | Число зараженных корней, % |              |
|--------------------------------------------------------|------------------------------------------------|--------------------------------------|------------------------------------------|-------------------|----------------------------|------|----------------------------|--------------|
|                                                        | 1949 г.                                        |                                      |                                          |                   | сентябрь 1949 г.           |      | 1949 г.                    | июнь 1950 г. |
|                                                        | общее число листьев                            | число сохранившихся листьев до осени | число сохранившихся листьев длиннее 4 см | сухой вес побегов | много и очень много        | мало |                            |              |
| Контроль . . . . .                                     | 100                                            | 100                                  | 100                                      | 100               | 0                          | 1    | 1                          | 0            |
| Лесная почва, 130 г на лунку . . . . .                 | 94                                             | 106                                  | 115                                      | 93                | 2                          | 17   | 19                         | 63           |
| То же, 260 г » . . . .                                 | 103                                            | 111                                  | 121                                      | 103               | 13                         | 53   | 66                         | 49           |
| То же, 520 г » . . . .                                 | 103                                            | 129                                  | 153                                      | 104               | 46                         | 35   | 81                         | 100          |
| Коровий навоз, 500 г »                                 | 125                                            | 146                                  | 168                                      | 122               | 35                         | 28   | 63                         | 15           |
| Конский навоз, 500 г »                                 | 122                                            | 134                                  | 136                                      | 126               | 42                         | 3    | 45                         | 10           |
| Конский навоз (500 г) + лесная почва (260 г) . . . . . | 112                                            | 143                                  | 168                                      | 134               | 51                         | 19   | 70                         | 89           |

\* Составлена из двух таблиц.

и соломы) у сосны обыкновенной в бедных почвах верещатника, разницы в образовании микоризы между удобренными и неудобренными участками не наблюдал. Компост из соломы был изготовлен по рецепту Рейнер. Внесение тех же компостов в гравийно-песчаную почву улучшало образование микориз, но к осени второго года разница между компостируемыми и некомпостируемыми деланками выравнивалась. Добавление же торфа в дюнные пески стимулировало процесс микоризообразования.

Для почв сухих верещатников (Эглите, 1955, 1956б) микоризообразованию и развитию сеянцев сосны также способствовало увеличение запасов органического вещества в почве, образовавшегося от заделки в почву вереска и других растений при помощи сплошной вспашки на глубину 25—40 см с полным оборотом пласта.

Рейнер считала, что роль компостов заключается в регулировании хода процессов разложения растительных остатков, который, по ее мнению, был нарушен в исследуемых ею почвах, в результате чего образовались токсические вещества, препятствующие образованию микориз и росту корней.



Эглите относит положительное влияние внесенных органических веществ за счет способности микоризы усваивать связанный азот гумуса.

Хэгкайло (1958) пишет, что образование микоризы варьирует обратно пропорционально плодородию почвы и появляется в большом количестве, когда находящиеся в почве азот, фосфор и калий трудно доступны для растений. Однако Эглите (1955) и Трибунская (1955), исследовав совместное действие компостов и минеральных удобрений в бедных почвах, наблюдали стимулирование микоризообразования у сосны. По данным Эглите, внесение компоста совместно с азотом и фосфором способствовало образованию микоризы в почвах бедного верещатника (табл. 9).

Трибунская отмечала, что внесение компостов одновременно с гранулированным фосфорным удобрением усиливало образование микоризы.

Положительное влияние от совместного внесения перегноя и минеральных удобрений на образование микоризы в субстратах с малодоступными для растений органическими соединениями наблюдали и мы при использовании торфоперегнойных кубиков, изготовленных из низинных торфов для выращивания сеянцев сосны (рис. 27). Из диаграммы наглядно видно, что внесение Са, NPK, а также NPK + Са способствовало образованию микоризы и улучшало развитие сеянцев в обоих торфах. В древесном торфе неплохое действие оказывало добавление одного кальция.

Лучшее образование микориз было достигнуто внесением NPK, а затем NPK + Са. В этих же случаях наблюдалось и лучшее развитие сеянцев. Неплохо сказывалось и внесение одного Са. NPK вносилось в отношении 1 : 2 : 1. Азот вносился в виде аммиачной селитры, фосфор — суперфосфата, а калий — хлористого калия. Количество внесенной аммиачной селитры — 7 г, суперфосфата — 14 г, а хлористого калия — 5,5 г на 6 кг торфа.

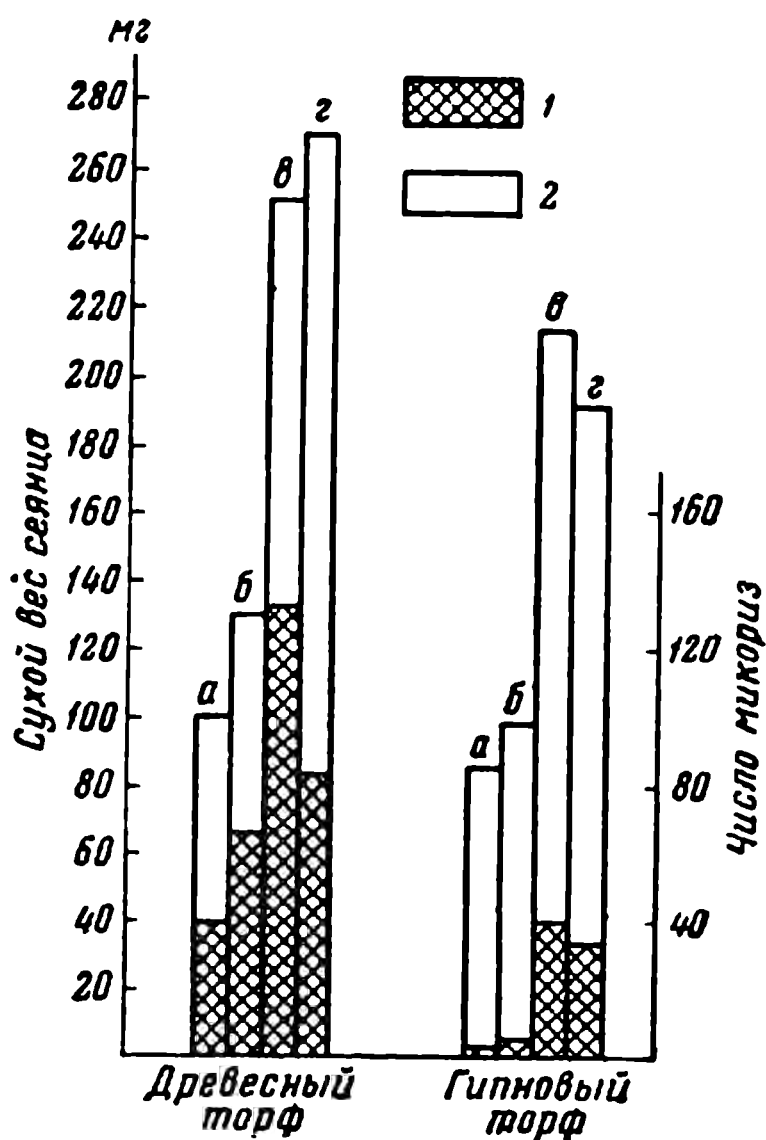


Рис. 27. Влияние минеральных соединений на развитие микоризы у однолетних сеянцев сосны в торфо-перегнойных кубиках

а — контроль; б — Са; в — NPK; г — Са + NPK; 1 — микориза; 2 — вес сеянца

Таблица 9\* Совместное действие компостов и минеральных удобрений на микоризообразование у сосны (Эглите, 1955)

| Показатель           | Почва      | Возраст сеянцев | Контроль | P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> — 14. N — 1,9 г/м <sup>2</sup> |                          |                   |                   | Минеральные удобрения P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> — 2,5; K <sub>2</sub> O — 9,0; N — 2,7 г/м <sup>2</sup> |
|----------------------|------------|-----------------|----------|--------------------------------------------------------------|--------------------------|-------------------|-------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                      |            |                 |          | компост из лесной подстилки                                  | компост из отходов хмеля | компост из опилок | компост из соломы |                                                                                                             |
|                      |            |                 |          |                                                              |                          |                   |                   |                                                                                                             |
| Высота, см           |            |                 | 0,6      | 1,4                                                          | 1,7                      | 0,6               | 1,4               | 0,9                                                                                                         |
| Микоризные сеянцы, % | Верещатник | Однолетки       | 100      | 100                                                          | 100                      | 100               | 100               | 100                                                                                                         |
| Микоризные сеянцы, % | »          | »               | 79       | 96                                                           | 90                       | 75                | 79                | 100                                                                                                         |
| Высота, см           | »          | Двухлетки       | 2,4      | 4,2                                                          | 5,0                      | 2,3               | 4,2               | 2,3                                                                                                         |
| »                    | »          | Трехлетки       | 8,6      | 14,4                                                         | 12,2                     | 10,0              | 13,3              | 9,9                                                                                                         |
| »                    | »          | Четырехлетки    | 26,2     | 32,1                                                         | 27,7                     | 27,0              | 35,4              | 28,2                                                                                                        |

\* Составлена из двух таблиц.

Таблица 10 Влияние минеральных и органических соединений азота на микоризообразование у однолетних сеянцев сосны

| Источник азота                                             | Сухой вес, мг   |                  |                        | Число микоризных окончаний на сеянец |
|------------------------------------------------------------|-----------------|------------------|------------------------|--------------------------------------|
|                                                            | надземная часть | корневая система | общий сухой вес сеянца |                                      |
| Аммоний виннокислый . . . . .                              | 13,38           | 5,00             | 18,33                  | 9,17                                 |
| Аспарагин . . . . .                                        | 13,00           | 3,40             | 16,40                  | 0,25                                 |
| Пептон . . . . .                                           | 14,20           | 3,00             | 17,20                  | 0,80                                 |
| Гидролизат казеина . . . . .                               | 2,20            | 2,00             | 4,00                   | 0,00                                 |
| NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> . . . . .                  | 15,33           | 7,17             | 22,50                  | 0,75                                 |
| (NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> . . . . .  | 17,70           | 10,40            | 28,10                  | 1,00                                 |
| NH <sub>4</sub> Cl . . . . .                               | 22,46           | 13,80            | 36,26                  | 6,00                                 |
| KNO <sub>3</sub> . . . . .                                 | 30,16           | 14,17            | 44,33                  | 23,00                                |
| (NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub> . . . . . | 24,00           | 21,80            | 45,80                  | 41,70                                |

Кислотность мы пытались изменить добавлением извести в количестве 42 г на 6 кг торфа.

Внесение извести сдвинуло незначительно рН в щелочную сторону только вначале, в конце же опыта рН во всех вариантах был одинаков и приближался к нейтральному — 7,0. Следовательно, внесение извести должно рассматриваться лишь как добавление Са.

По-видимому, большое значение при образовании микориз будет иметь соотношение С/Н. Харли (1940) подчеркивает, что микоризообразование у бука более обильно в бедных почвах при высоком соотношении С/Н и низкой степени мобилизации азотных соединений и нитрификации.

Мелин (1925) считает, что большую роль в образовании микоризы играют органические источники азота. Однако, выясняя значение микоризы в азотном питании хвойных растений, Мелин наблюдал обильное микоризообразование, помимо вариантов, где были внесены пептон и нуклеиновая кислота, и на хлористом аммонии.

По данным Мак-Ардла (1932), микоризы одинаково обильно образовывались у сосны как при добавлении органического источника азота (пептона), так и нитратов.

Хэч (1937) наблюдал при добавлении пептона образование микориз лишь в одном варианте из всех поставленных.

Результаты наших опытов (Шемаханова, 1960), проведенных в условиях стерильных культур с различными органическими и минеральными источниками азота, показали, что для микоризообразования у сосны *Pinus silvestris* с грибом *Boletus luteus* органические соединения азота менее благоприятны, чем минеральные (табл. 10). При внесении органических соединений лучшее микоризообразование было достигнуто применением виннокислого аммония. Из минеральных соединений азота более благоприятны для образования микоризы кислый фосфорнокислый аммоний и затем азотнокислый калий. В последних случаях количество образовавшейся микоризы сочеталось также с лучшим развитием сеянцев и гриба в среде и вокруг корешков. При внесении органических форм азота наблюдалось плохое развитие микоризы.

## МИКРОЭЛЕМЕНТЫ И МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ

В последнее время работами ученых выявлено огромное значение микроэлементов в минеральном питании растений. Микроэлементы входят в состав органоминеральных соединений, многие из которых являются ферментами, играющими роль в процессах внутриклеточного обмена веществ. Особенно велико их значение в качестве катализаторов в окислительно-восстановительных процессах. Микроэлементы участвуют в каталитических

реакциях углеводного обмена и оказывают влияние на белковый. Есть данные, показывающие влияние микроэлементов на поступление минеральных веществ и распределение их в разных частях растений (Школьник, 1950).

Обнаружен также факт повышения эффективности высоких доз минеральных удобрений от прибавления микроэлементов (Валикова, 1955). По данным Панкратовой (1951) и Сидери (1950), внесение бора, меди и цинка значительно способствовало развитию сеянцев дуба.

Наиболее ценным, нам кажется, является возможность воздействия микроэлементов на углеводный обмен, что несомненно может отразиться и на образовании микоризы. Для проверки влияния микроэлементов на микоризообразование нами был поставлен опыт в условиях стерильных культур. Исследовалось действие молибденовокислого натрия (Mo), сернокислого марганца (Mn), буры (B), сернокислого цинка (Zn) и комплекса микроэлементов, состоящего из Mo + Mn + Zn. Полученные данные показали, что внесение вышеуказанных микроэлементов в количестве 1 мг на 1 л среды, а также совместное внесение Mo + Mn + Zn в этих же концентрациях угнетало образование микоризы. Внесение же Mo, Mn и B в концентрациях 0,1 и 0,5 мг, наоборот, способствовало ее развитию (табл. 11). Оптимальное действие оказала концентрация 0,1 мг на 1 л среды. Лучшие показатели наблюдались при внесении марганца. Количество внесенной среды на колбу 150 мл.

Т а б л и ц а 11

*Влияние микроэлементов на образование микоризы у однолетних сеянцев сосны*

| Микроэлементы | Количество микроэлементов, в мг на 1 л среды | Число микоризных окончаний на сеянец | Микроэлементы | Количество микроэлементов, в мг на 1 л среды | Число микоризных окончаний на сеянец |
|---------------|----------------------------------------------|--------------------------------------|---------------|----------------------------------------------|--------------------------------------|
| Mo . . . . .  | 0,5                                          | 20,0                                 | B . . . . .   | 0,5                                          | 9,0                                  |
| Mo . . . . .  | 0,1                                          | 32,0                                 | B . . . . .   | 0,1                                          | 14,0                                 |
| Mn . . . . .  | 0,5                                          | 15,0                                 | Без микро-    |                                              |                                      |
| Mn . . . . .  | 0,1                                          | 46,0                                 | элементов     | —                                            | 7,6                                  |

Данные, полученные Церлинг (1958) в полевых условиях, также показали, что B, Zn, Mn и Mo, внесенные на фоне лесной почвы, значительно стимулировали образование микоризы и приживаемость сеянцев лиственницы. Микоризообразованию способствовало и совместное внесение микроэлементов, лесной почвы и бактериальных удобрений (силикатных бактерий, азотобактерина и бактерий, разлагающих фосфоорганические соединения).

Поскольку успешность микоризообразования зависит от развития микоризообразующих грибов, следует указать, что Сидери (1950) и Сидери и Золотун (1952) исследовали влияние микроэлементов при выращивании грибов-микоризообразователей в чистой культуре. Собственно, Сидери (1950) придерживался мнения, что только те виды удобрений могут быть полезными для развития дуба, которые усиливают противодействие микоризообразующих грибов против патогенных микроорганизмов, обитающих в зоне корня. На основании своих опытов таковыми микроэлементами автор считает В и Си.

### ВЛИЯНИЕ КИСЛОТНОСТИ СРЕДЫ НА МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ

Микоризообразующие грибы ацидофильны. Оптимум развития в питательных средах у большинства из них лежит в пределах рН 3,5—5,5 и в редких случаях рН 6,0.

Модесс (1941), уточняя требования микоризообразующих грибов к кислотности в природных условиях, провел ряд определений рН почв непосредственно под плодовыми телами грибов из рода *Boletus*, *Amanita* и *Rhizillus*. Ученый установил, что исследованные им 16 видов грибов предпочитают кислый рН почвы, лежащий в пределах 4,0—5,4, который был близок к полученным в чистых культурах. Его данные также подтвердили различную требовательность микоризообразующих грибов к кислотности почвы.

Мелин (1925) указывает, что хорошее микоризообразование у сосны происходит в сырых гумусах с рН 4,0 и в лесах с травянистой растительностью, не стоящих на меловых почвах, с рН 5,0. На слабокислых или нейтральных почвах с рН 6—7 микориза сосны и ели появляется только спорадически, причем в последнем случае образовавшаяся микориза не имеет чехла. Валикова (1955) и Бараней также отмечали угнетение микоризообразования у дуба при рН 6,8—7,0.

Результаты наших опытов, проведенных в стерильных культурах с однолетними сеянцами сосны и *Boletus luteus* при кислотности рН 4,1, 4,8 и 5,4, коррелировали с данными Модесса и Мелина. Микоризообразование наблюдалось при всех указанных значениях кислотности, но кислотность субстрата, равная рН 4,1, оказалась менее благоприятной для образования микориз, чем рН 4,8 и 5,4. Лучшее микоризообразование наблюдалось при кислотности рН 5,4, которая благоприятствовала также образованию вильчатых и коралловидных микориз (рис. 28). Однако границы кислотности для образования микориз в природе, по-видимому, значительно шире.

Лобанов (1953), исследовавший микотрофность древесных и кустарниковых пород в посевах, посадках и естественных лесо-

насаждениях Калининской, Московской, Брянской, Винницкой, Волгоградской, Ростовской, Куйбышевской, Крымской и Донецкой областей, а также некоторых лесов Крыма и Кавказа, произрастающих на различных почвенных разностях, находил типичные микоризы как в очень кислых, так и щелочных почвах. Например, микориза сосны была им обнаружена как при рН 3,8,

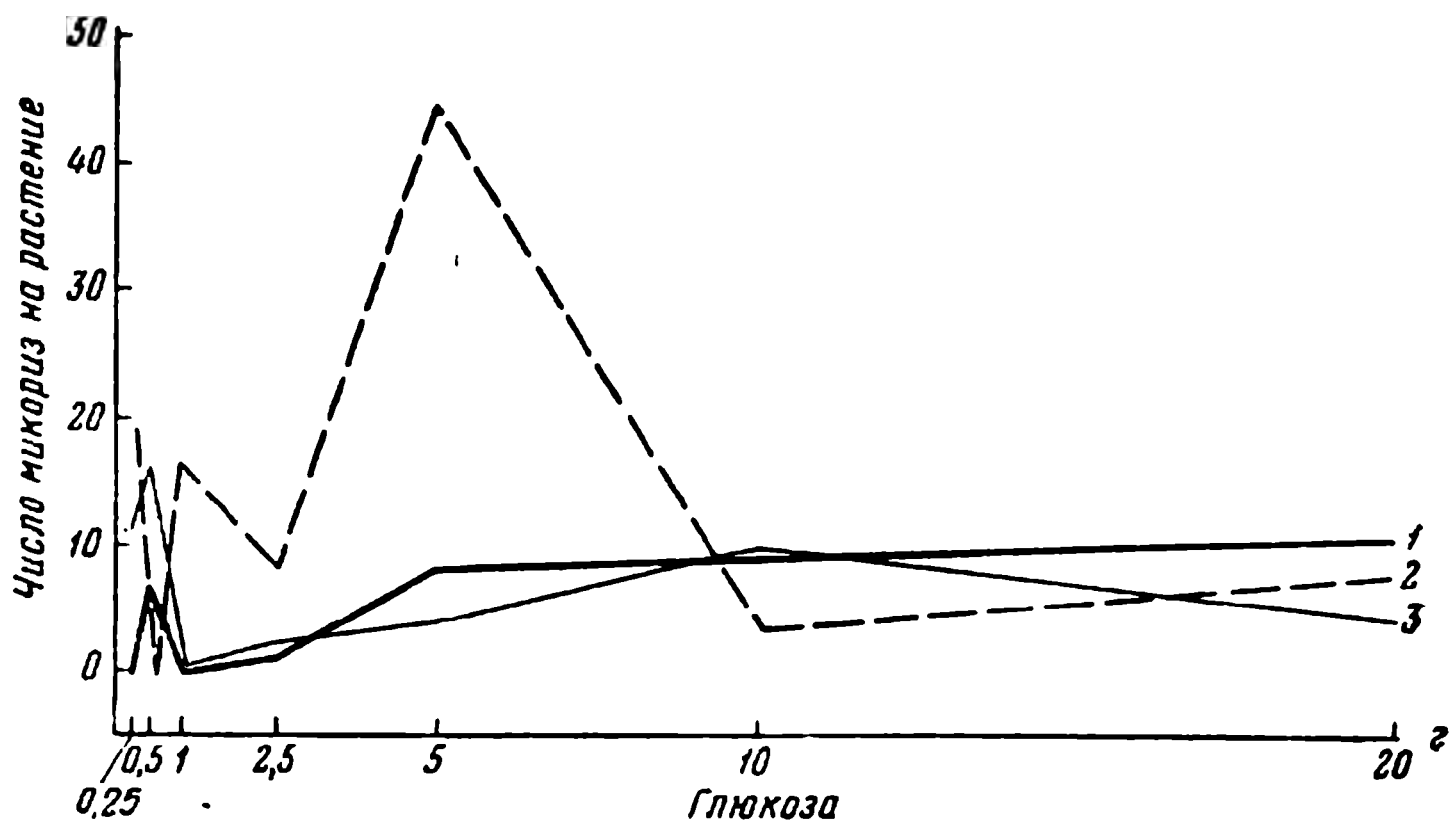


Рис. 28. Влияние кислотности на микоризообразование у сосны

1 — рН 4,1; 2 — рН 5,4; 3 — рН 4,8

так и при рН выше 8,0. В первом случае сосна произрастала на торфяно-глеевых почвах, во втором автор наблюдал микоризы непосредственно в контакте с меловым рухляком на мелких, сильноподзолистых почвах на глинистом элювии опоки, подстилаемых меловым рухляком. Лобанов обнаруживал обильные микоризы и у дуба, произрастающего на щелочных светло-каштановых почвах. Наблюдения Лобанов проводил в пределах перегнойно-аккумулятивного горизонта, чаще всего в слое 5—10 см.

Штеренберг (1949) наблюдала хорошее развитие микоризы у дуба при рН 6,5—7,0, а Бьörкман у сосны при рН 7,2 и даже рН 7,5—8,2. Кромер (Cromer, 1935) указывает, что рН почвы, приближающийся к нейтральному, не угнетает образование микориз, а Ломан (Lohman, 1927) пишет, что микориза у лесных деревьев образуется вне зависимости от кислотности почвы. В то же время, по данным Церлинг (1958), даже незначительное изменение кислотности почвы с рН 7,4 до рН 7,0 может сильно стимулировать микоризообразование у лиственницы, повышая количество сеянцев с микоризой с 0,8 до 65%.

Соответственная концентрация водородных ионов необходима и для развития древесных пород. Однако Келли (1952) считает,



что реакция почвы имеет большее значение для развития симбионта, чем его хозяина. Указанный автор пишет, что почва служит лишь средой для прикрепления высшего растения, тогда как гриб обеспечивает его связь с почвой (стр. 90). Келли, по-видимому, не учитывает, что не все сосущие корешки и не во всех условиях превращаются в микоризы. Слабое образование микориз в мулевых почвах Швеции Мелин объясняет неблагоприятной концентрацией водородных ионов (нейтральный рН), влияющих отрицательно на вирулентность микоризообразующих грибов. Линдквист (Lindquist, 1932) признает основной причиной в этом случае наличие высокой степени нитрификации. Относить же образование микориз в природе за счет одного какого-либо фактора неправильно. На образование микориз в природных условиях может влиять и время года, и температура, и влажность, и количество питательных веществ. Например, Хэч (1937) указывает, что границы рН для образования микоризы в мулевых и минеральных почвах могут быть различными.

Концентрация водородных ионов может только до некоторой степени объяснить отсутствие микоризы и во многих случаях, вероятно, не играет очень большой роли в распространении микоризы. Совершенно очевидно, что при сочетании отдельных факторов, как, например, благоприятного рН почвы с другими неблагоприятными условиями (хотя бы с влажностью почвы), влажность почвы будет иметь решающее значение для развития микоризы.

В 1961 г. вышла из печати работа Рихарда, который в вегетативных опытах показал, что отсутствие нормального микоризообразования не связано с изменением рН, а зависит от количества нитратов, содержащихся в почве. По данным ученого, азотнокислый аммоний сильно редуцировал образование микоризы у *Pinus taeda* и *Pinus caribaea* при рН 5,5, в то время как  $\text{NaCO}_3$  не влиял на образование микоризы, хотя внесение его повышало рН почвы до 7,4. Внесение  $\text{NaNO}_3$  снижало микоризообразование.

В эксперименте, пытаясь разделить действие ионов Na и N, ученый нашел, что ионы натрия не снижают микоризообразования, несмотря на повышение рН почвы, в то время как ионы нитрата сильно его редуцируют.

### **ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА СЕЯНЦЕВ, ЧИСТЫХ КУЛЬТУР И ВРЕМЕНИ ПОСЕВА ЧИСТЫХ КУЛЬТУР НА МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ**

Мелин (1936) придавал большое значение времени постановки опыта, возрасту культуры и активности подсеваемого гриба. Рекомендации Мелина заключались в проведении опыта в начале весны и во внесении чистой культуры гриба в возрасте 14 дней. Других сведений по этому вопросу в литературе нет.

Считая, что состояние обоих симбионтов имеет огромное значение для микоризообразования, мы поставили опыты в стерильных культурах, заключающиеся в соединении разновозрастных сеянцев и культур гриба (Шемаханова, 1960). Результаты, представленные нами в табл. 12, показывают, что подсадка культуры гриба *Boletis luteus* к сеянцам в возрасте двух недель создает лучшие условия для микоризообразования.

Т а б л и ц а 12

*Влияние возраста сеянцев и чистой культуры гриба на микоризообразование*

| Вариант                           |                                    | Число образовавшихся на сеянец |         |
|-----------------------------------|------------------------------------|--------------------------------|---------|
| возраст сеянцев при подсеве гриба | возраст культуры гриба при подсеве | вильчатых окончаний            | микориз |
| 2 недели                          | 2 недели                           | 41,70                          | 29,50   |
| 2 недели                          | 1 месяц                            | 14,70                          | 49,00   |
| 1 месяц                           | 2 недели                           | 1,25                           | 0,25    |
| 1 месяц                           | 1 месяц                            | 0,00                           | 0,00    |
| 0*                                | 2 недели                           | 1,25                           | 8,00    |

\* Одновременный высев наклюнувшихся семян и двухнедельной культуры гриба.

Так как при подсеве гриба к сеянцам в возрасте месяца микориза почти не образуется, можно считать, что возраст сеянцев играет значительную роль при образовании микориз. Возраст культур гриба в пределах от двух недель до месяца такого существенного значения не имеет, но все же применение одномесечной культуры показало лучшие результаты. Самым благоприятным условием для образования микориз можно считать соединение двухнедельного сеянца с культурой гриба в возрасте одного месяца. При соединении месячных одновозрастных сеянцев и культур гриба микориза вовсе не образовалась. Не очень хорошие результаты показал одновременный высев семян с двухнедельной культурой гриба. То же наблюдалось нами при попытке получить микоризу с *Boletus luteus* в условиях культуры изолированных корней сосны. Корни не росли и не образовывали сосущих корешков, в то время как подсев гриба к уже разросшимся в культуре корням не мешал образованию последних. Мелин (1925) предполагал, что образование микоризы зависит от обоих компонентов, но главная роль принадлежит грибу. Однако огромное значение для микоризообразования имеет состояние как гриба, так и высшего симбионта растения. В неблагоприятных условиях сосущие корешки корневой системы сеянцев не только теряют свои корневые волоски, но и сильно

пробковеют. В подобных случаях, несмотря на обрастание корешков, микориза не образуется. В условиях нашего опыта одномесечные сеянцы имели довольно сильно опробковевшие сосущие корешки, что и лишило их возможности образовывать микоризу.

На основании наших наблюдений, по многим вариантам опытов, мы считаем, что для успешного образования микоризы необходимо иметь: 1) активные микоризообразующие грибы, свежесделанные из спорофоров и адаптированные к условиям культуры настолько, чтобы они не теряли своего свойства образовывать микоризу; 2) наличие подходящих условий для развития грибов в субстрате, причем обязателен не только подбор соответствующих питательных сред и субстрата, но и внесение грибов, находящихся в состоянии активного роста; 3) активный рост корневой системы сеянцев и 4) время постановки опыта.

Перечисленные нами условия являются общими для успешного образования микориз. Все они тесно переплетаются между собой. Выпадение хотя бы одного из них будет отражаться на микоризообразовании. К условиям стерильного опыта наиболее подходят жидкие культуры гриба, содержащие взвесь мицелия, которые способствуют быстрому разрастанию грибницы в субстрате, вносят продукты метаболизма грибов, вызывающие ветвление сосущих корешков, что, в свою очередь, увеличивает поверхность соприкосновения с микоризообразователями. Культуры гриба в возрасте до месяца содержат достаточно вирулентный мицелий.

Большое значение имеет количество внесенной глюкозы. В первые этапы развития сеянцев при больших концентрациях глюкозы рост последних сильно задерживается, а сосущие корешки пробковеют из-за слишком бурного развития грибницы. Впоследствии сеянцы выравниваются в своем развитии, но хорошего образования микориз в этих условиях уже не происходит.

Мелин (1925—1936) и Модесс (1941) подсаживали грибы к двухмесячным сеянцам, что, по-видимому, и послужило тому, что микориза в их опытах часто образовывалась не очень обильно, а в некоторых случаях даже скудно (одна-две микоризы).

Мишустин, Пушкинская и Мирзоева (1951) связывают интенсивность микоризообразования с возрастом сеянцев. По наблюдениям авторов, наиболее богаты микоризой при сравнении корневых систем 3-, 12- и 60-летних дубов 12-летние деревья.

### **ВЛИЯНИЕ СРОКОВ И СПОСОБОВ ПОСЕВА СЕМЯН НА МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ**

Для успешного микоризообразования имеет значение также своевременный посев (Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Зерова, 1955; Семихненко, 1952) и заделка семян (Семихненко, 1952).

Хотя по литературным данным (Мазуи, 1927; Фриз, 1942) и некоторым нашим опытам, микориза и образовывалась при посеве семян в июле месяце, однако более успешное ее образование происходит при перенесении посева на ранние месяцы (Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Семихненко, 1952; Зерова, 1955; Мозер, 1958а).

Рейнер и Нелсон-Джонс наблюдали образование микоризы и ее эффективное действие лишь у сеянцев, посеянных не позже конца мая. Сеянцы, высаженные в июле, несмотря на хорошее развитие корневой системы, микориз в первый год жизни не образовывали, а улучшение роста сеянцев было незначительным.

По нашим наблюдениям, грибница микоризообразующих грибов в чистой культуре особенно легко приживается и образует микоризы при подсеве ее к сеянцам сосны в марте-апреле месяцах.

Лысенко (1949а) способу посева придает особое значение, по его мнению, гнездовой посев желудей создает лучшие условия для образования микориз у дуба.

### **ВЛАЖНОСТЬ ПОЧВЫ И МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ**

Одним из условий, определяющим успешное развитие любых растений, является соответствующая влажность окружающей среды. Однако зарубежные ученые, работающие в области микотрофии древесных пород (Хэч, 1937; Мелин, 1959а; Харли, 1959), игнорируют этот фактор. Мелин пишет, что для микоризообразования имеют значение главным образом три фактора: степень освещенности, количество легкодоступного азота и количество легкоусвояемого фосфора для растений. Роль же влажности и особенно в природных условиях велика. Лимитирующее влияние влажности на развитие микоризы в степи отмечали Зерова и Воробьев (1952а), Зерова (1955), Мишустин (1950, 1951, 1955а), Щербаков и Мишустин (1950), Фомин (1951а), Ключник (1951), Частухин (1955), Власов (1955, 1956), Красовская и Смирнова (1950) и Самцевич (1955).

По данным, полученным сотрудниками Мишустина (1955а), развитие сеянцев и микоризообразование у дуба в степях во влажные годы значительно усиливалось (табл. 13).

Сильное высыхание почвы, по данным Паульсон (Paulson, 1923), привело к исчезновению микориз на корнях березы. Многочисленные наблюдения, проведенные в полевых условиях Самцевичем, указывают, что во влажные годы микориза в степи образуется у всех без исключения сеянцев. Сухие годы характеризуются слабым развитием микоризы. При длительной засухе микориза отсутствует и у двухлетних дубков.

Особенно наглядно показали влияние влажности на образование микоризы в условиях вегетационного опыта Самцевич,

Зерова и Воробьев. Ученые наблюдали обильное микоризообразование у сеянцев дуба в пределах от 40 до 60% и полное или почти полное отсутствие микориз при влажности 20, 25 и 80% от полной влагоемкости почвы.

Таблица 13

Влияние влажности на микоризообразование и развитие дуба  
(Мишустин, 1955а)

| Вариант                          | Аршань-Зельмень (однолетки)  |                      |                           |                              |                      |                           |
|----------------------------------|------------------------------|----------------------|---------------------------|------------------------------|----------------------|---------------------------|
|                                  | засушливый год               |                      |                           | незасушливый год             |                      |                           |
|                                  | число сеянцев с микоризой, % | средний сухой вес, г | средняя высота сеянца, см | число сеянцев с микоризой, % | средний сухой вес, г | средняя высота сеянца, см |
| Контроль . . . .                 | 0                            | 1,14                 | 11,1                      | 5                            | 3,56                 | 19,0                      |
| Внесено 100 г лесной почвы . . . | 5                            | 1,49                 | 13,5                      | 50                           | 4,56                 | 20,4                      |

По данным Самцевича, снижение влажности с 80 до 40% или увеличение с 25 до 60% от полной влагоемкости почвы с течением времени создает условия для образования обильной микоризы. Слабое образование микориз при высокой влажности почвы у *Pinus virginiana* и значительная интенсификация процесса микоризообразования при ее снижении наблюдали и Уорлей и Хэгкайло (Worley а. HascKaylo, 1959). Значение фактора влажности для микоризообразования сказалось также при применении пропашных культур (озимых и яровых зерновых) при посадке дуба в степи. Иссущение почвы корнями покровных культур угнетало микоризообразование в значительной степени (Зерова и Воробьев, 1952а; Лобанов, 1952а, 1955; Гельцер, 1952а; Самцевич, 1952а; Грудзинская, 1955; Потенция, 1952; Ключник, 1951; Красовская, 1952б и Власов, 1952а, 1955).

Такое же влияние, как пропашные культуры, оказывает и травянистая растительность (Грудзинская, 1955). Власов (1956) и Салаяев (1955) наблюдали зависимость микоризообразования от рельефа местности. Власов (1955) отмечал особенно сильное микоризообразование у сеянцев дуба в пойменных участках.

Значение влажности для образования микориз у дуба Власов (1952а) и в особенности Малышкин (1955б) показали в поливных опытах.

По данным Малышкина, при низкой влажности полуметрового слоя (24—32% от полной влагоемкости почвы) микориза наблюдалась лишь у 20—25% рано взошедших сеянцев. Поддержание влажности при помощи полива на уровне 36—44% от полной влагоемкости обеспечивало развитие микоризы у 80—

100% сеянцев. Малышкиным были разработаны и предложены способы полива посадок молодых однолетних лесонасаждений дуба по фазам развития. Наиболее благоприятны поливы после заканчивания роста надземной части и начала роста корней, они способствуют развитию сеянцев и микоризообразованию. В это время при достаточной влажности почвы начинается усиленный рост корней и образование микоризы (табл. 14).

Таблица 14 \*

*Влияние сроков полива на развитие микоризы у однолетних сеянцев дуба (Малышкин, 1955б)*

| Срок полива                                 | Число сеянцев с микоризой в конце сентября месяца, % |          |
|---------------------------------------------|------------------------------------------------------|----------|
|                                             | 1-й опыт                                             | 2-й опыт |
| Контроль . . . . .                          | 35,1                                                 | 37,9     |
| 13.VII 2000 м <sup>3</sup> /га . . . . .    | 61,8                                                 | 87,9     |
| 11.VIII 2000 м <sup>3</sup> /га . . . . .   | 35,1                                                 | 80,0     |
| 13.VII и 11.VIII по 2000 м <sup>3</sup> /га | 61,8                                                 | 96,6     |

\* Составлена из двух таблиц.

Красовская (1952а) одним из мероприятий, сохраняющим влажность почвы в засушливых зонах, рекомендует ее мульчирование.

О том, что в результате дождей или искусственных поливов увеличивается не только рост корней, но и микоризообразование, а при засухе оно замедляется вплоть до полного прекращения, указывал и Келли (1952). В условиях чередования периодов роста и покоя микоризы приобретают четковидную форму.

Большинство исследователей, изучивших влияние влажности на образование микоризы у дуба (Самцевич, Малышкин, Зерова), связывали ее действие в первую очередь с развитием корневой системы сеянцев.

В условиях благоприятной влажности сеянцы хорошо развивают корневую систему с достаточным количеством сосущих корешков, способствуя тем самым обильному образованию микоризы. Границы минимума и максимума, а также и оптимума для роста деревьев и образования микоризы несколько различны. По данным Самцевича (1952а) и Михалевской (1953), влажность почвы 75—80% от полной влагоемкости еще благоприятно действует на развитие дуба, в то время как образование микоризы незначительно. Последнее при недостаточной влажности лимитируется также не только слабым развитием сосущих корешков, но и быстрым их опробковением, что не дает возможности проникнуть грибу в ткани корня.



Придавая большое значение влажности, нельзя не учитывать и других часто одновременно действующих факторов. Например, Самцевич (1953а) лучшее микоризообразование и рост дубков в степи по сравнению с дубками, выросшими самосевом в лесу, отнес за счет влажности почвы, которая была выше в первом случае. Однако в данном случае может играть роль интенсивность света и связанный с нею отток углеводов к корням, благоприятствующий образованию микоризы. Следует указать, что угнетение микоризообразования или даже полное отсутствие микориз в условиях сильного увлажнения несомненно лимитирует и фактор аэрации. Микоризообразование уменьшается в тяжелых суглинистых почвах и увеличивается в легких текстурных (Хэгкайло, 1957). Слабое микоризообразование в бесструктурных почвах наблюдал и Ахромейко (1949а).

По данным Церлинг (1958), условия, улучшающие аэрацию почвы, способствовали и микоризообразованию у лиственницы. Церлинг пишет, что прибавление только песка к лесной почве увеличивало число растений с микоризой с 0,8 до 24%.

### ТЕМПЕРАТУРА СРЕДЫ И ОБРАЗОВАНИЕ МИКОРИЗЫ

Микоризообразующие грибы при выращивании их в питательной среде требуют различного температурного оптимума. Например, оптимальное развитие видов *Lactarius*, *Amanita* и некоторых видов *Tricholoma* наблюдается при температуре около 20°. *Cepocossium graniforme*, большинство видов *Boletus*, *Tricholoma pessundatum* и *Tr. imbricatum* развиваются лучше при 27—30°, а некоторым, как *Boletus plogans*, достаточно температуры в пределах от 15 до 18°. То же можно сказать и о границах максимальных и минимальных температур.

Микоризообразующие грибы, выделенные из спорофоров, произрастающих в горных областях, требуют более низких температур для развития в культуре по сравнению с грибами, выделенными из спорофоров, произрастающих в долинах (Мозер, 1958б).

Из литературных источников известен широкий ареал распространения древесных растений, несущих микоризы на своих корнях. Микоризы встречаются и на севере и в тропических лесах. Следовательно, образование микоризы несомненно связано с температурными границами произрастания различных видов и различных эколого-географических рас микоризообразующих грибов и может варьировать в зависимости от климатических условий местообитания.

Прямых наблюдений влияния температуры почвы на микоризообразование у древесных пород, кроме Лобанова (1949а, 1953), Малышкина (1955б), Орлова (1957) и Саляева (1958), никто не производил.

Судя по их данным, полученным в условиях степи в мае, образование микоризы у сосны (Лобанов) может начаться при температуре почвы 7—8° и достигнуть обильного развития при 11—12°, а у дуба (Малышкин) при температуре, равной 12—14°, микориза обнаружена только у 35% семян с интенсивностью развития 2—3 балла. При повышении температуры до 16—18° количество семян с микоризой и интенсивность микоризообразования повышаются почти в два раза. Оценка производилась по 5-балльной системе. Данные Малышкина интересны тем, что ученый наблюдал образование микориз у однолетних семян дуба не под пологом леса, где почва изолирована от резких колебаний температуры слоем подстилки, а на открытых площадях.

### БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ОБРАЗОВАНИЕ МИКОРИЗЫ

В образовании микоризы играют определенную роль и биотические факторы, включающие в себя микроорганизмы почвы и лесную флору высших растений. Стимулирующее влияние микроорганизмов на образование микоризы отмечали Малышкин (1951а, 1951б, 1952, 1955б), Возняковская (1954), Веденяпина (1955а), Мишустин (1951а), Рунов (1952).

Характерный для ризосферы дуба гриб *Trichoderma lignorum* (Малышкин, Рунов) и комплекс микроорганизмов (Малышкин), состоящий из *Pseudomonas* sp., *Azotobacter chroococcum* и *Trichoderma lignorum*, стимулировали образование микоризы на корнях однолетних семян дуба. Веденяпина и Возняковская наблюдали увеличение микоризообразования на корнях дуба после внесения чистой культуры азотобактера. Причиной положительного действия азотобактера Веденяпина считала выделение им тиамина, способствующего одновременно развитию микоризообразующих грибов и корневой системы семян. Малышкин предполагает, что микрофлора, характерная для ризосферы дуба, создает благоприятный биологический режим, ускоряющий формирование ценоза, свойственного лесу. Такого же мнения придерживается и Мишустин (1951).

В связи со специфичностью наблюдаемых микробных ассоциаций лесных почв и ризосферы Мишустин, Пушкинская (1949) считали целесообразным создание в зоне корня семени привычной обстановки для развития грибов-микоризообразователей.

Возняковская и Рыжкова (1955) предполагали, что отдельные группы микроорганизмов, сопутствующие микоризам, способствуют микоризообразованию. Особое значение авторы придавали бактериям, разлагающим пектиновые вещества. Однако внесение ими отдельных представителей сопутствующей микрофлоры (*Trichoderma*, *Pseudomonas*, *Azotobacter*) и бактерий, имеющих фермент протопектиназу, в стерильную почву из веге-

тационных опытах при выращивании сеянцев дуба не улучшало микоризообразование. Случаи угнетающего действия микробиологического фактора на образование микоризы впервые были отмечены Рейнер (1934). Неудачную попытку разведения сосны на юге Англии в бедной вересковой почве Уэрхемского лесничества Нелсон-Джонс (1943) и Рейнер и Нелсон-Джонс (1949) объясняли токсичностью почвы, обусловленной биологическими факторами, задерживающими развитие микоризообразующих грибов и образование микоризы. Позднее Брайан, Хемминг и Мак-Гоуан (Brian, Hemming a. McGowan, 1945) установили, что причиной токсичности является антибиотическое вещество фунгистатического действия — глиотоксин, — выделяемое и накапливаемое в почве некоторыми видами *Penicillium*, характерными для Уэрхемских почв. Испытание авторами глиотоксина показало его сильную токсичность по отношению к микоризообразующим грибам, в особенности к *Boletus bovinus*.

Мишустин, Пушкинская и Мирзоева (1951) отнесли наблюдаемое ими слабое образование микоризы в некоторых почвах степной полосы также за счет токсических веществ, вредно действующих на развитие грибов-микоризообразователей.

О большом значении антагонистической микрофлоры в образовании микоризы указывал Мюллер (Müller). По данным Мюллера, развитие грибов-микоризообразователей и образование микоризы в сильной степени зависят от антагонистических отношений, существующих в почве. Автор исследовал антибиотики, продуцируемые актиномицетами: актиномицин, стрептомицин, патулин и хлоромицетин. Патулин, актиномицин и хлоромицетин подавляли развитие микоризообразующих грибов в жидких средах и образование микоризы в песчаных культурах вегетационного опыта. Антагонизм проявлялся и при одновременном выращивании актиномицетов и некоторых культур микоризообразующих грибов (*Suillus* и *Tricholoma*).

Сидери и Золотун (1952) отмечают, что развитие микоризообразующих грибов угнетается патогенными микроорганизмами (бактериями), обитающими в зоне корня. Состояние почвы, в особенности ризосферы (Мелин, 1959а), может влиять на вирулентность микоризообразующих грибов, а благодаря последней и на их способность проникать в ткани корня растений.

Лесная флора высших растений также может оказывать влияние на образование микоризы. По данным Лейбунгуста (цит. по Мелину, 1959а), водный экстракт из лишайников (виды *Cladonia* и *Cetraria*) сильно препятствует образованию микоризы у сосны и ели. Аналогичным действием обладает и *Calluna vulgaris* (Харли, 1952).

Корневые выделения травянистой растительности, кустарников и сопутствующих деревьев в смешанных лесонасаждениях, возможно, также могут играть значительную роль в образовании

микоризы. На это указывают последние данные Мелина (Melina. Das, 1954), отмечающие выделение не только корнями сосны, но и других растений (пшеницы, гороха, томата) факторов «М», замедляющих и ускоряющих рост грибов-микоризообразователей. Мелин (1959а) придает большое значение корневым выделениям древесных растений, например сосны, в образовании микоризы.

Фомин (1950) и Уайльд (Wilde, 1954) пишут, что степные растения подавляют развитие микоризы за счет выделяемых ими бактерицидных веществ. Лобанов (1953) указывает на полезную роль слабомикотрофных пород, высаживание которых, по его мнению, способствует жизнеспособности микоризообразующих грибов, необходимых для высокомикотрофных пород. Он предполагает, что слабомикотрофные породы производят своеобразную биологическую мелиорацию почв, создавая благоприятную для грибов-микоризообразователей физико-химическую и биологическую среду.

Наши данные по влиянию микроорганизмов на развитие микориз у сосновых и дубовых однолетних сеянцев на фоне лесной почвы и без нее показали, что различные микроорганизмы неодинаково влияют на образование микориз. На микоризообразование у сосны лучшее действие оказала *Trichoderma lignorum*. Неплохие результаты получились также при внесении *Azotobacter chroococcum* и флуоресцирующих бактерий (табл. 15).

Т а б л и ц а 15

*Влияние почвенных микроорганизмов на образование микоризы у однолетних сосновых сеянцев*

| Микроорганизмы                                       | Число микоризных окончаний по отношению к немикоризным корешкам, % | Типы ветвления микориз               |
|------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|--------------------------------------|
| <i>Azotobacter chroococcum</i> . .                   | 122,0                                                              | Одиночные, коралловидные и вильчатые |
| <i>Trichoderma lignorum</i> . . .                    | 167,6                                                              | Одиночные и коралловидные            |
| Флуоресцирующие бактерии                             | 119,6                                                              | —                                    |
| Микобактерии . . . . .                               | 59,5                                                               | Одиночные и вильчатые                |
| Пигментные бактерии . . .                            | 87,5                                                               | —                                    |
| <i>Torulopsis</i> sp.                                | 85,6                                                               | —                                    |
| Смешанная культура из всех микроорганизмов . . . . . | 103,0                                                              | Одиночные, вильчатые и коралловидные |

По данным, полученным по дубу, лучшее микоризообразование наблюдалось при заражении суспензией, состоящей из смеси вышеперечисленных микроорганизмов. Кроме этого, выделился вариант с *Trichoderma lignorum*, а с внесением микроорганизмов на фоне лесной почвы — *Azotobacter chroococcum*, флуоресци-

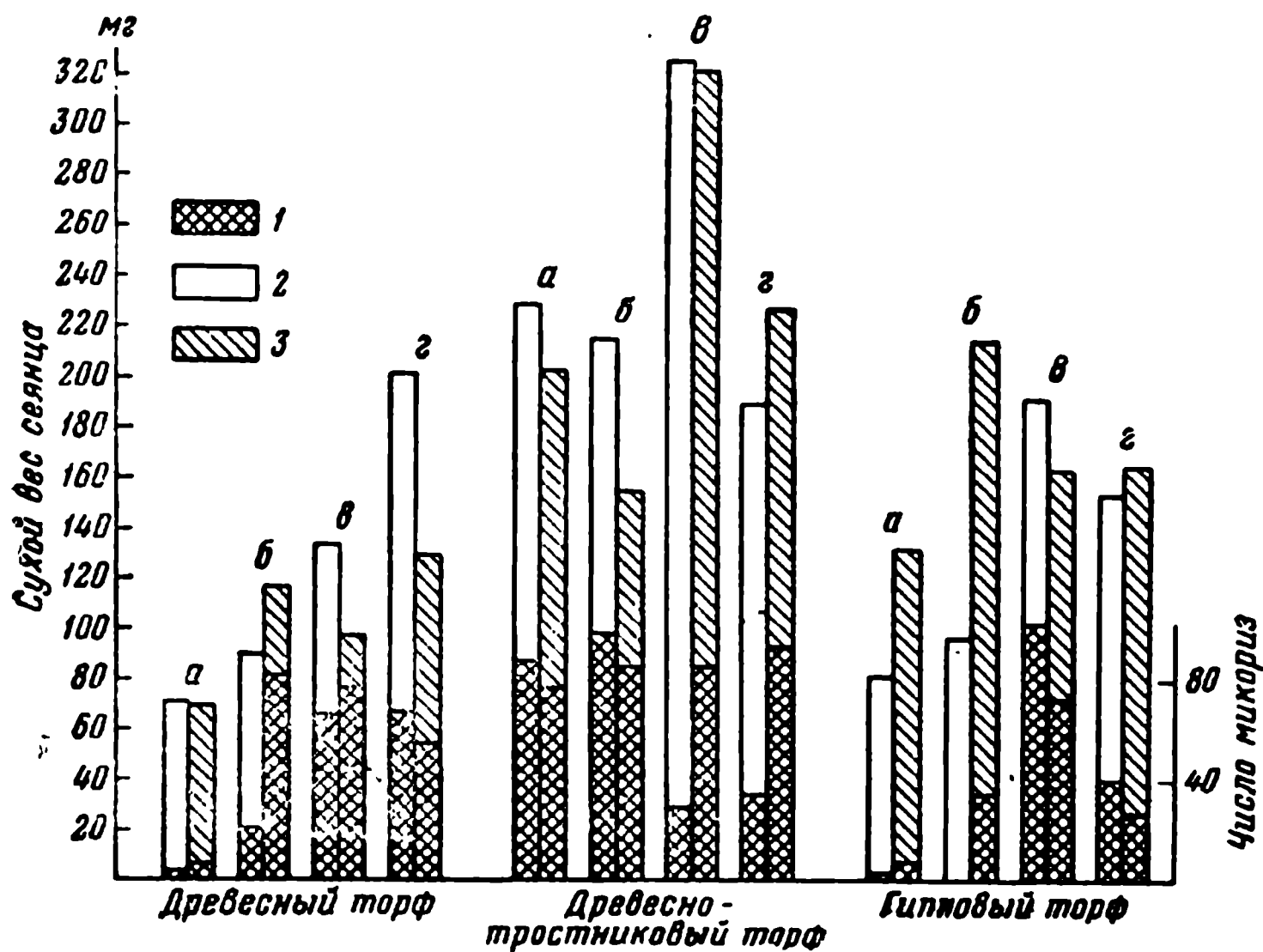


Рис. 29. Действие *Azotobacter chroococcum* на микоризообразование и развитие однолетних сеянцев сосны

а — без Са и NPK; б — Са; в — NPK; з — Са + NPK; 1 — микориза; 2 — контроль; 3 — внесен *Azotobacter chroococcum*

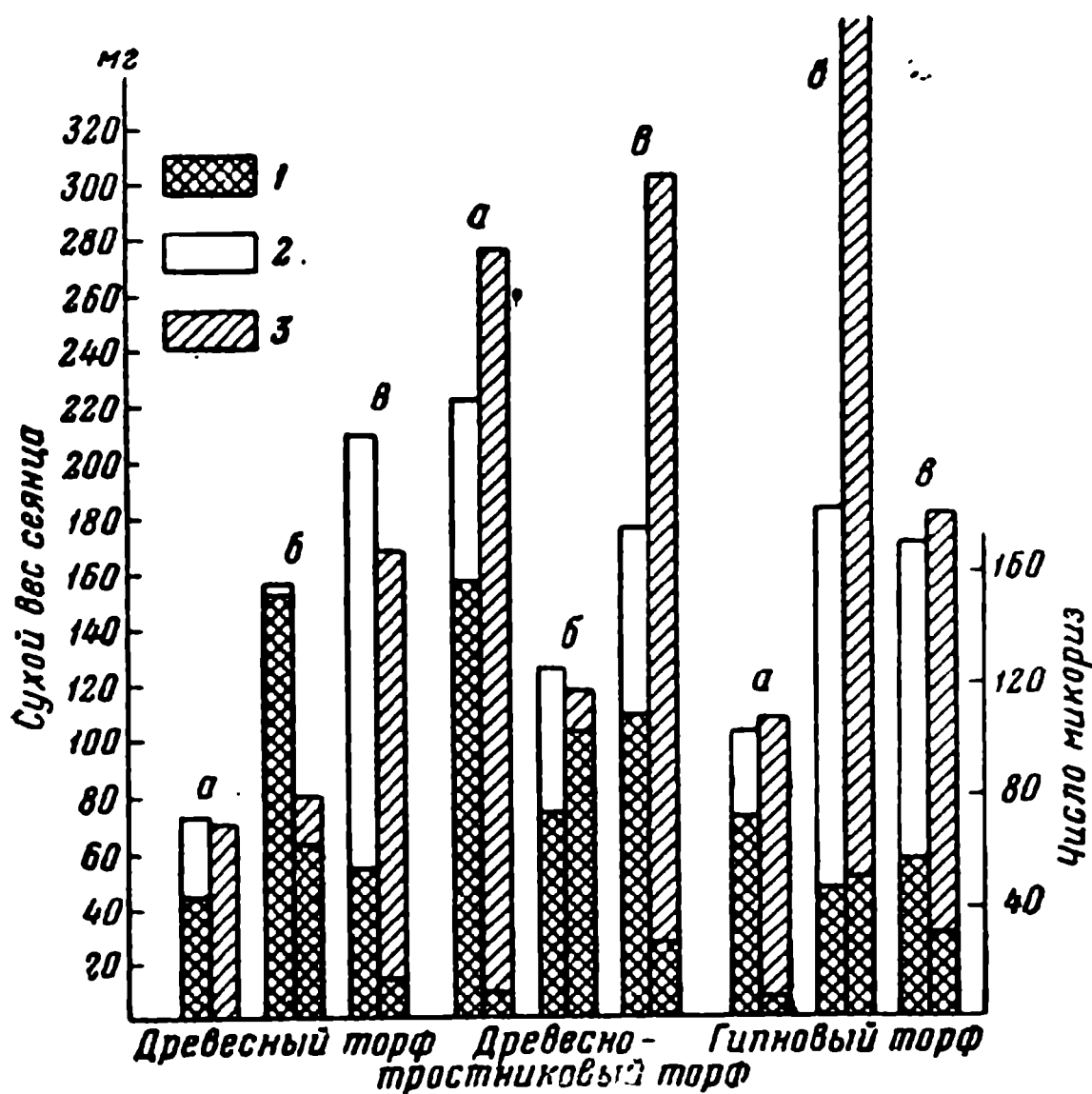


Рис. 30. Действие *Trichoderma lignorum* на микоризообразование и развитие однолетних сеянцев сосны

а — без Са и NPK; б — Са; в — Са + NPK; 1 — микориза; 2 — контроль; 3 — внесена *Trichoderma lignorum*

рующие и пигментные бактерии. Выращивание однолетних сеянцев сосны в торфоперегнойных кубиках (рис. 29 и 30) и в тех же кубиках с добавлением извести, NPK и извести с NPK показало благоприятное влияние азотобактера. Стимуляция микоризообразования наблюдалась при внесении азотобактера с добавлением Са, NPK в древесный, NPK и Са + NPK в древесно-тростниковый и Са в гипновый торфы. *Trichoderma lignum* оказала благоприятное действие лишь на фоне Са в древесно-тростниковом и NPK в гипновом торфах.

Внесение в торфоперегнойные кубики азотобактера и триходермы вместе с микоризообразующими грибами показало стимуляцию микоризообразования на фоне NPK и Са + NPK по сравнению с контролем. Действие азотобактера на этих фонах сказывалось лучше в древесно-тростниковом и гипновом торфах, а триходермы в древесно-тростниковом и древесном. Триходерма стимулировала микоризообразование и в этом случае только при добавлении Са.

### **ДЕЙСТВИЕ РОСТОВЫХ ВЕЩЕСТВ НА МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ**

В настоящее время Мозер (1959) выдвигает новый фактор, способствующий образованию микоризы,— ростовые вещества соединений индола.

Впервые на них указал Хэгкайло (1957), наблюдавший стимуляцию микоризообразования у сосны в чистой культуре при внесении β-индолилуксусной кислоты. Еще Мелин (1925) отмечал большое значение активного состояния мицелия для образования микоризы. Мозер связал активность микоризообразующих грибов со способностью к синтезу ростовых веществ, объясняя этим появление активных и неактивных штаммов. Неактивные штаммы обладают плохой способностью образовывать производные индола. Неактивное состояние грибов-микоризообразователей зависит от недостатка и отсутствия исходных продуктов для образования соединений индола. Интенсивность образования ростовых веществ может стимулироваться высоким содержанием азота в почве.

### **ИНТЕНСИВНОСТЬ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ И ТИПЫ ПОЧВ**

Образование микоризы в природе наблюдается в различных типах почв. Франк (1885а) находил микоризы у представителей *Cupuliferen* в делювиальных песках, тяжелых гумусовых и легких с незначительным содержанием гумуса песках, в песчаной глине и глинистом песке, красной глине, на всех видах Kalkstein, Muschelkalk, Plönerkalk, Eiferkalk и в меловой почве.



Лобанов (1951a — 1953) наблюдал микоризообразование у древесных пород в слабо-, средне- и сильноподзолистых почвах, песчаных, суглинистых, перегнойно-карбонатных, болотных, бурых, горно-лесных и горно-луговых, в серых лесных и в обыкновенных черноземах. Кроме того, микориза образуется в темно-каштановых, светло-каштановых, лугово-каштановых почвах, в солонцах, в южном и мощном черноземах.

Микоризообразование у сосны наблюдалось в супеси, мелкопесчаном суглинке и почти чистом песке [Пессин (Pessin, 1958)] в сильно и слабо гумусированных песках (Пушкинская, 1952). Микоризообразование в различных почвах протекает с неодинаковой интенсивностью. Мишустин (1955a), Власов (1955, 1956), Фомин (1950), Гельцер (1952б) отмечают, что образование микориз у сеянцев дуба происходит энергичнее в черноземах, чем в каштановых почвах. Частухин (1954) пишет, что в черноземах микоризообразование у дуба протекает лучше, чем в песчаных почвах, причем даже внесение в них лесного гумуса мало улучшает положение в течение года (табл. 16). В кварцевом песке

Т а б л и ц а 16

Типы почв и образование микоризы у однолетних сеянцев дуба (Частухин, 1954)

| Почва                                                          | Число растений с микоризой, % |                                          |      |      |                          |                                          |      |      |
|----------------------------------------------------------------|-------------------------------|------------------------------------------|------|------|--------------------------|------------------------------------------|------|------|
|                                                                | без внесения лесной почвы     |                                          |      |      | с внесением лесной почвы |                                          |      |      |
|                                                                | общее                         | интенсивность микоризообразования, баллы |      |      | общее                    | интенсивность микоризообразования, баллы |      |      |
|                                                                |                               | 1                                        | 2    | 3    |                          | 1                                        | 2    | 3    |
| Чернозем из Усмани . .                                         | 52,7                          | 10,0                                     | 22,0 | 20,7 | 53,9                     | 9,3                                      | 15,0 | 29,6 |
| Песчаная почва из питомника Воронежского заповедника . . . . . | 12,0                          | 4,2                                      | 6,4  | 1,4  | 26,3                     | 10,0                                     | 8,6  | 7,7  |

микориза вовсе не образуется (Франк, 1892). На слабое заражение микоризообразующими грибами сеянцев дуба в каштановых и смытых почвах указывали Красовская и Смирнова (1950).

В окультуренных почвах лучшие условия для микоризообразования наблюдаются в старопашотных почвах с внесением навоза (Фомин, 1950). Самцевич (1953a) связывал степень окультуренности почвы с обогащенностью ее микоризообразующими грибами. В отдельных типах почв микоризообразование возможно стимулировать соответствующими мероприятиями. Например, внесение лигнина и фосфорированного лигнина способствовало образованию микоризы в темно-каштановых почвах (Малышкин, 1955б).

По данным Сobotка (1955г), удобрение диабазом или подкормка гумусом с диабазом в отношении 1 : 1 подзолистых глеевых почв с конгломератом, лишенных органического вещества из-за удаления гумусового покрова, увеличивало количество сеянцев с микоризой. В состав диабазовой муки входят СаО, Al, Cu, Si, Cr, Ni, Co, Zn, Mo, Sr и довольно большие количества P, K, N и Fe.

В заключение отметим, что наличие микоризообразующих грибов в почве не является еще достаточным фактором для образования микориз. Для успешного микоризообразования в природе необходимо соответствующее соотношение всех перечисленных нами факторов. К тому же мнению пришел и Хэгкайло (1957), который пишет, что баланс между влажностью, температурой и аэрацией почвы не только влияет на физиологическую активность микориз, но даже может, со всей вероятностью, определить виды грибов, образующих микоризу. Не последнюю роль играет при этом соответственная обработка почвы, создающая предпосылку к улучшению влажности и аэрации почвы. Большое значение имеет и биологический фактор, так как взаимоотношение почвенных микроорганизмов с микоризообразующими грибами в природе может определить характер и интенсивность микоризообразования.

## *Глава IV*

### **ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИМИ ГРИБАМИ И ДРЕВЕСНЫМИ ПОРОДАМИ**

#### **ВЫГОДА, ПОЛУЧАЕМАЯ ДРЕВЕСНЫМИ ПОРОДАМИ ОТ МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ**

Со времени открытия микотрофии у древесных растений вопрос о природе взаимоотношений, существующих между грибом и растением, не переставал волновать ученых, работающих в данной области. Имелись совершенно противоположные мнения: одни ученые тесное соединение грибного компонента с тканями растения «микоризы» трактовали как паразитизм, другие наделяли их свойствами «кормилицы» (Франк, 1885а), полагая невозможным произрастание древесных пород без гриба. Между этими противоположными точками зрения были и другие, рассматривающие микоризообразующие грибы как безразличные или слабые паразиты.

Некоторые оставляли вопрос вообще открытым [Леинг (Laing, 1932); Мак-Ардл, 1932], а другие придерживались мнения, что растение может развиваться и без микоризы, так как способно питаться совершенно самостоятельно, и, следовательно, микоризообразующие грибы не имеют никакого значения для жизни древесных пород [Тубеф (Tubeuf, 1903); Ноббе и Гильтнер (Nobbe u. Hiltner, 1898)]. Собственно, мнения о грибах-микоризообразователях как о настоящих паразитах придерживалось незначительное число ученых. Среди них можно лишь указать Каменского (1883, 1886), Надсона (1908), Мак-Дугалла (McDougall, 1922) Мак-Дугалла и Джекобса (McDougall a. Jacobs, 1927) и Ромелла (1939). Остальные, как Воронин (1885), Грослик (Groszlik, 1886), Вейланд (Weyland, 1912), Гартиг (R. Hartig, 1888), Гибелли (Gibelli, 1883), Сарау (Sarauw, 1903), Баргес (Burges, 1936), Самцевич (1955), Мазун (1926), Меллер (1903), Фукс (1910), Раманн (цит. по Еленкину, 1908) и Брунс (цит. по Еленкину, 1908), считали их мало вредными и даже

безвредными паразитами. Например, Баргес (1936) писал, что грибы-микоризообразователи являются потенциальными паразитами, живущими под контролем хозяина.

Наконец, некоторые, как Бернар (Bernard, 1910) и Джексон (Jackson, 1947), писали, что ассоциация гриба с высшим растением в виде микориз только в неблагоприятных условиях существования может выразиться паразитизмом со стороны гриба.

Однако большинство исследователей вносит грибы-микоризообразователи к полезным для древесных пород организмам [Вильямс, 1947; Высоцкий, 1902—1929; Адамович, 1935; Келлер, 1948; Иванова, 1958; Мишустин, 1955а; Вехов, 1949; Лобанов, 1949б, 1949в, 1953, 1960; Худяков, 1952—1955; Власов, 1956; Ванин, 1949а, 1949б; Бараней, 1939, 1940; Штеренберг, 1949; Пушкинская, 1952; Гельцер, 1949а, 1951а, 1952а; Частухин, 1950—1955; Михович, 1952; Морочковский и Радзиевский, 1950; Ахромейко, 1949а, Красовская, 1952а, 1952б; Красовская и Смирнова, 1950; Красовская и Терешкина, 1951; Ячевский, 1933; Курсанов, 1940; Возняковская, 1954; Рунов, 1955; Зерова, 1955; Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Никитинский, 1902; Франк, 1885а; Пфедфер (Pfeffer, 1877); Мюллер (1888—1902); Тубеф (Tubeuf, 1903); Шталь (Stahl, 1900); Пекло, 1909; Самуэльс (Samuels, 1926); Кессель, 1927; Пессин, 1928; Анонимус, 1931; Оливерос (Oliveros, 1932); Каппелетти (Carpeletti, 1934); Янг, 1936—1940; Хэч, 1936—1937; Митчелл, Финн и Розендаль (Mitchell, Finn a. Rosendahl, 1937); Мелин, 1917—1959; Мак-Комб, 1943; Рутъен и Даусон (Routien a. Dawson, 1943); Мак-Комб и Гриффиц, 1946; Бьörкман, 1942—1949; Уайльд, 1954; Сobotка, 1955в, 1956б; Петреску и Джорджеску, 1955; Мозер, 1956; Райт (Wright, 1957); Хэгкайло, 1957, 1958; Левизон, 1954а, 1956, 1957а; Микола, 1955; Эльчибаев, 1960; Шемаханова, 1955а, 1957, 1958, и др.].

Многие из них указывали, что древесные сеянцы при отсутствии микоризы на их корнях либо отличались плохим ростом и развитием, либо совсем погибали. Все исследователи пришли также к одному мнению — о необходимости микоризы для древесных пород, так как обилие микоризы на корнях благоприятствовало их развитию и приживаемости. В качестве примера приведем лишь данные Власова (1956), который на основании полевых наблюдений пишет, что немикоризные сеянцы дуба погибают к двух-четырёхлетнему возрасту. На долю сеянцев с микоризой отпад дубков равнялся 0—19, в то время как у безмикоризных он достигал 81—100%. В тех случаях, когда все сеянцы имели микоризы, отпад дубков полностью отсутствовал. Тот факт, что микоризы широко распространены у древесных растений и в природе почти не встречается древесных пород без микоризы, особенно тех, которые не только облигатны, но и факультативны по отношению к микоризообразующим грибам,

говорит о том, что грибы-микоризообразователи играют определенную роль в жизни деревьев. По существу, все породы, которым присущи микоризы на их корневых системах, имеют последние уже в раннем возрасте.

Весьма характерны случаи, наблюдаемые нами в вегетационных условиях, когда корневая система в почвенной культуре четырехлетних сеянцев дуба, кроме хорошо развитых жизнеспособных микориз с отходящими от них грибными тяжами и грибницей, пронизывающими всю почву, совершенно не имела жизнеспособных сосущих корешков. Последние вместе с находящимися на их поверхности корневыми волосками были опробковевшими. Но так как сеянцы обладали темно-зеленой листвой и вегетировали, естественно, что снабжение их питательными веществами происходило за счет микориз. Полезное действие микоризообразующих грибов подчеркивается также невозможностью в некоторых случаях заменить отсутствие микоризообразующих грибов другими агротехническими или агрохимическими приемами (Анонимус, 1931; Оливерос, 1932; Янг, 1937а).

Из всего сказанного видно, что вопрос о полезной роли микоризообразующих грибов для древесных растений в настоящее время решен несомненно положительно. Что касается корневой гнили дуба (Надсон, 1908) или чернильной болезни каштанов (Гибелли, 1883), возникновение которой приписывали микоризообразующим грибам, перешедшим в стадию паразитизма, то они безусловно вызываются посторонними паразитическими грибами, не имеющими ничего общего с микоризообразователями. Мнения о грибах-микоризообразователях как паразитах, препятствующих развитию и росту древесных пород, придерживались ученые большей частью в ранние годы исследования микотрофии древесных пород, когда накопленных знаний в этой области было недостаточно. Например, Гартиг (1888) не находил микоризы у дуба, бука и граба в естественных условиях их местообитания, в то время как теперь, по работам Лобанова (1953), известно, что отсутствие микориз у дуба является исключением, так как эта порода обладает высокомикотрофным типом питания. Судя по работе Мелина (1922а) и Мирчинк (1953), повышенная активность микоризообразующих грибов по отношению к растению выражается лишь в образовании экто-эндотрофных микориз, когда происходит проникновение гриба внутрь клеток коровой паренхимы. Однако такие случаи образования экто-эндотрофных микориз не отражаются на развитии высшего симбионта, и переход на паразитарное питание в природе не наблюдался. Настоящий же случай паразитизма — встречающаяся на корнях деревьев псевдомикориза, как указывал Мелин, вызывается другими паразитными грибами — *M. g. atrovirens* и *Rhizoctonia silvestris*. По данным Бьörкмана (1944), при ослаблении корневой системы грибы-микоризообразователи не переходят

к паразитарному образу жизни, а просто перестают атаковать корень.

Вопрос о взаимоотношениях у микотрофных растений при наличии двух сторон — гриба и растения, — естественно, должен решаться в двух направлениях: значение микоризообразующих грибов для древесных растений и значение древесных растений для микоризообразующих грибов.

### **Методы, определяющие роль грибного симбионта**

Для разрешения этого вопроса были применены различные методы в зависимости от развития как методики исследования, так и наших знаний по микотрофии.

**Ростовые признаки.** Первое время ими в основном пользовались, сравнивая рост и развитие микоризных и немикоризных растений. Этот способ не потерял своего значения до настоящего времени и как самостоятельный и как подсобный при использовании других методов исследования. Как самостоятельный данный способ использовали многие советские исследователи (Пушкинская, Самцевич, Лобанов и др.). В качестве признаков роста учитывались: высота, количество листьев, диаметр у корневой шейки, длина корня, иногда сухой вес сеянцев, а в иных случаях объем корня (Шемаханова, 1955а). Учет проводился в процессе развития растений и в конце опыта. Часто фенологические наблюдения бывают очень ценны, особенно в связи со сроками появления микориз и интенсивностью развития ее на корневых системах. Лучшее развитие растений нередко связывалось с наличием микоризы на их корнях и ее интенсивностью (Рейнер, 1934а; Хэч, 1934б, 1937; Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Михович, 1952; Лобанов, 1952а; Пушкинская, 1952; Семихненко, 1952; Мишустин, 1951; Власов, 1952а, 1956; Красовская, 1952б; Возняковская, 1954; Микола, 1953; Робертсон, 1954, и др.).

Коррелятивную связь между количеством микоризы и развитием сеянцев дуба наблюдали Ключник (1951), Лобанов (1952а), Пушкинская (1952), Красовская (1952б), Михович (1952) и Робертсон (1954).

Лобанов отметил зависимость между интенсивностью развития микоризы и увеличением количества листьев. Пушкинская связывала бóльшую высоту, сухой вес и ветвление корневой системы с более интенсивным развитием микоризы на корнях сеянцев. Власов указывает, что в полевых опытах мощно развитые дубки обычно имели на корнях хорошо развитую микоризу. При слабом и среднем образовании микориз разница в размерах сеянцев не наблюдалась, но при сильном развитии она была очень заметна. Сеянцы с микоризой отличались высотой ствола и развитой корневой системой с большим количеством мелких корешков. Среди микоризных сеянцев больше дубков со вторым и



Таблица 17

*Зависимость развития однолетних сеянцев дуба от интенсивности микоризообразования (среднее на растение)*

| Почва                 | Место взятия образца                | Без внесения супер-фосфата |                                           | С внесением супер-фосфата |                                           |
|-----------------------|-------------------------------------|----------------------------|-------------------------------------------|---------------------------|-------------------------------------------|
|                       |                                     | высота ство-лика, см       | интенсивность микоризооб-разования, баллы | высота ство-лика, см      | интенсивность микоризооб-разования, баллы |
| Чернозем              | Каменная степь, целина              | 14,9                       | 0                                         | 8,2                       | 0                                         |
|                       |                                     | 18,7                       | 1                                         | 13,2                      | 1                                         |
|                       |                                     | —                          | 2                                         | 14,2                      | 2                                         |
|                       |                                     | 21,3                       | 3                                         | —                         | 3                                         |
| »                     | То же, окультуренная почва          | 12,90                      | 0                                         | —                         | —                                         |
|                       |                                     | 15,50                      | 1                                         | —                         | —                                         |
|                       |                                     | 22,00                      | 2                                         | —                         | —                                         |
| »                     | То же, почва из-под яровой пше-ницы | —                          | —                                         | 13,5                      | 1                                         |
|                       |                                     | —                          | —                                         | 14,5                      | 2                                         |
|                       |                                     | —                          | —                                         | 18,4                      | 3                                         |
| »                     | Теллерман, пар, ранее пшеница       | 11,5                       | 0                                         | 12,5                      | 0                                         |
|                       |                                     | 15,1                       | 1                                         | 13,4                      | 1                                         |
|                       |                                     | 14,2                       | 2                                         | 13,8                      | 2                                         |
|                       |                                     | 16,1                       | 3                                         | 16,0                      | 3                                         |
| »                     | Деркуль, пахотная почва из-под льна | 14,7                       | 0                                         | 13,8                      | 0                                         |
|                       |                                     | 12,4                       | 1                                         | —                         | 1                                         |
|                       |                                     | 14,0                       | 2                                         | 15,0                      | 2                                         |
|                       |                                     | —                          | 3                                         | 17,1                      | 3                                         |
| Солончако-вый солонец | Джаныбек, залежь                    | 13,0                       | 0                                         | —                         | —                                         |
|                       |                                     | 12,8                       | 1                                         | —                         | —                                         |
|                       |                                     | 16,0                       | 2                                         | —                         | —                                         |
|                       |                                     | 17,0                       | 3                                         | —                         | —                                         |

Таблица 17 (продолжение)

| Почва                | Место взятия образца    | Без внесения супер-фосфата |                                           | С внесением супер-фосфата |                                           |
|----------------------|-------------------------|----------------------------|-------------------------------------------|---------------------------|-------------------------------------------|
|                      |                         | высота ство-лика, см       | интенсивность микоризооб-разования, баллы | высота ство-лика, см      | интенсивность микоризооб-разования, баллы |
| Темно-цвет-ная почва | Джаныбек, целина        | 13,5                       | 0                                         | 13,0                      | 0                                         |
|                      |                         | 12,5                       | 1                                         | 14,8                      | 1                                         |
|                      |                         | 16,3                       | 2                                         | 17,0                      | 2                                         |
|                      | То же, поч-ва под паром | 13,5                       | 0                                         | —                         | —                                         |
|                      |                         | 12,6                       | 1                                         | —                         | —                                         |
|                      |                         | —                          | —                                         | —                         | —                                         |
|                      |                         | 17,0                       | 3                                         | —                         | —                                         |
|                      | То же, поч-ва под лесом | 13,0                       | 0                                         | 14,8                      | 0                                         |
|                      |                         | 16,0                       | 1                                         | 19,1                      | 1                                         |
|                      |                         | 18,6                       | 2                                         | —                         | —                                         |
|                      |                         | 21,2                       | 3                                         | 22,5                      | 3                                         |
| Супесь               | Теллерман               | 9,5                        | 0                                         | —                         | 0                                         |
|                      |                         | 6,5                        | 1                                         | 9,0                       | 1                                         |
|                      |                         | 16,0                       | 2                                         | 13,8                      | 2                                         |
|                      |                         | 14,3                       | 3                                         | 14,3                      | 3                                         |

третьим приростом, в то время как среди немикоризных преобладали сеянцы с одним приростом.

Семихненко (1952) связывал увеличение облиственности и корней первого и второго порядков, Ахромейко (1949а) количество боковых корней, а Мишустин (1951) сухого веса сеянцев с наличием микоризы.

Имея в одном из опытов большое количество однолетних сеянцев дуба, выращенных в различных типах почв, привезенных из разных областей Союза при одинаковых условиях влажности и из одинакового веса желудей, нам удалось наглядно показать, что сеянцы, несущие на своих корнях микоризы, не только более развиты по сравнению с немикоризными, но эта зависимость коррелирует с количеством образовавшихся микориз (рис. 31 и табл. 17) и наблюдается во всех типах почв. Аналогичные данные были получены нами и для однолетних сеянцев сосны при выращивании их в торфоперегнойных кубиках, изготовлен-

ных из гипнового и древесного торфов (табл. 18). В этом случае большее количество микориз отмечалось также на лучших сеянцах. Кроме того, в древесном торфе эти же растения сохраняли и бóльший процент зеленой хвои.

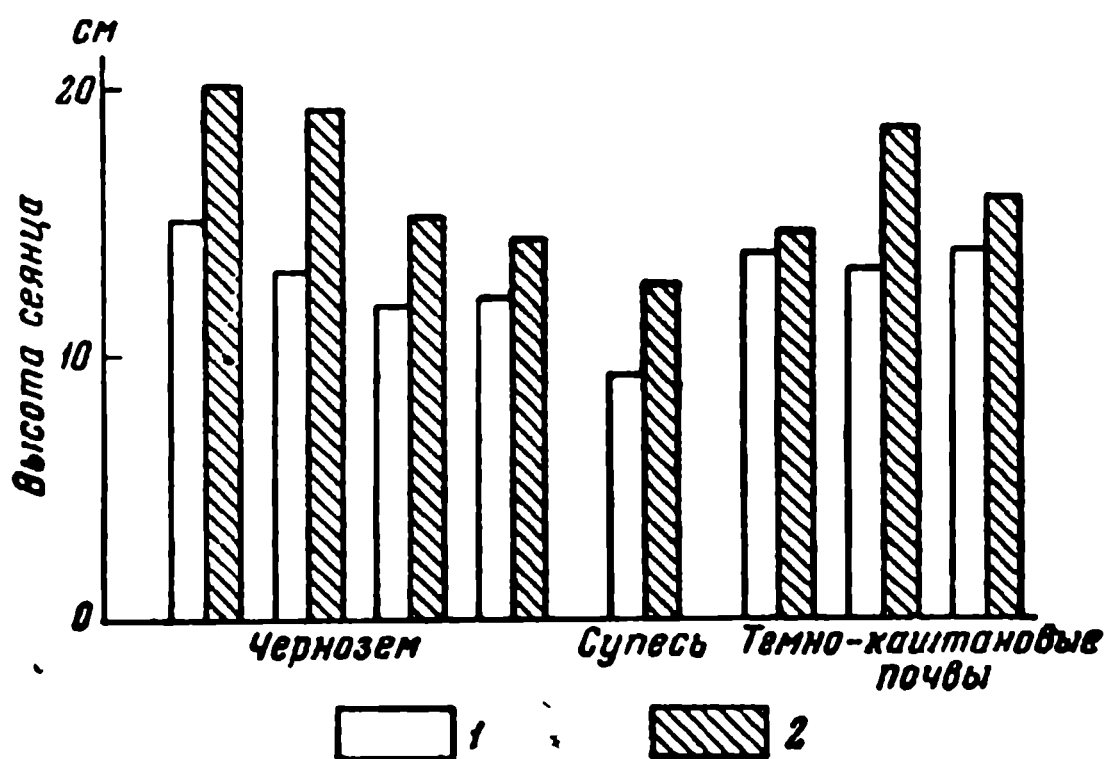


Рис. 31. Зависимость роста однолетних сеянцев дуба от микоризообразования

1 — сеянцы без микоризы; 2 — сеянцы с микоризой

Наблюдающуюся коррелятивную связь между наличием на корнях микоризы и лучшим развитием сеянцев ученые трактовали двояко. Одни первоначальную причину хорошего развития сеянцев относили за счет имеющихся микориз (Рейнер, 1934а; Хэч, 1937; Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Ахромейко, 1949а), другие предполагали, что растение достигает хорошего развития до образования микориз и, следовательно, их обилие связано с более развитой корневой системой (Робертсон, 1954; Красовская, 1952б).

Робертсон связывает обилие микоризы с физиологическим состоянием активно растущих растений, что, по его мнению, способствует распространению микоризообразующих грибов вдоль корневой системы.

Власов как бы примиряет обе точки зрения, указывая, что образование микоризы происходит в первую очередь на более крупных и ранее взошедших сеянцах, а также и за счет стимулирующего действия микоризы.

Микола (1953), Ключник (1951) пишут, что определить роль гриба очень трудно, поскольку условия, способствующие образованию микориз и росту деревьев, одинаковы. Совершенно очевидно, что решить вопрос о значении микоризы для развития древесных пород, применяя только этот метод, не представляется возможным, тем более что для обильного образования микориз

необходима и хорошо развитая корневая система, особенно сосущие корешки. Однако мы присоединяемся к мнению Власова об участии обоих симбионтов. Микоризообразующие грибы поселяются на растениях с лучше развитой корневой системой и, как

Т а б л и ц а 18

Наличие микоризы и развитие однолетних сеянцев сосны

| Торф      | Число сеянцев с зеленой хвоей, % | Число микоризных окончаний на сеянец | Сухой вес, мг |          |       |       | рН торфа |
|-----------|----------------------------------|--------------------------------------|---------------|----------|-------|-------|----------|
|           |                                  |                                      | игл           | стволика | корня | общий |          |
| Древесный | 45,4                             | 38,4                                 | 42            | 12       | 45    | 99    | 7,1      |
|           | 67,0                             | 64,9                                 | 56            | 16       | 58    | 130   | 7,2      |
|           | 80,0                             | 132,0                                | 110           | 30       | 110   | 250   | 7,0      |
| Гипновый  | —                                | 1,4                                  | 34            | 9        | 41    | 74    | 7,0      |
|           | —                                | 3,21                                 | 41            | 12       | 45    | 98    | 7,2      |
|           |                                  | 32,1                                 | 80            | 26       | 84    | 190   | 7,0      |
|           |                                  | 38,6                                 | 92            | 26       | 93    | 211   | 6,8      |

показали наши дальнейшие опыты, выделяют витамины и ростовые вещества, способствующие образованию и ветвлению сосущих корешков.

**Метод химического анализа** органов растений на сравнительное содержание у микоризных и немикоризных растений азота, фосфора, калия и кальция, необходимых для их питания. В основном этот способ дополнял первый. Этим методом пользовались и пользуются до сих пор. Достаточно упомянуть работы Хэча (1936а, 1937), Мак-Комба (1943), Рутъена и Даусона (1943), Гельцер (1952а), Гендиной (1956, 1957) и др.

**Метод микрохимического анализа** тканей корня микоризных и немикоризных растений применили в своих исследованиях Мазуи (1926, 1927), Вейланд (Weyland, 1912), Мак-Дугалл и Дюфренуа (Mc Dougall а. Dufrenoy, 1944, 1946) и Валь (1954).

Мазуи (1927), обнаружив при помощи микрохимических исследований в микоризных окончаниях увеличенное количество Р, К, NH<sub>3</sub> и исчезновение сахара и аминокислот, заключил, что микоризообразующие грибы берут сахара и аминокислоты от растений и снабжают их фосфором, что в основном (за исключением аминокислот) было подтверждено последующими исследованиями. Валь посредством цитохимических исследований показал, что гифы, образующие микоризу у *Pinus halepensis*, разрушают пектин срединной пластинки клеток коры и используют

как источник углеводного питания. Метод этот не лишен интереса и совместно с биохимическими, анатомическими и цитологическими исследованиями может оказать определенную пользу в выяснении процессов обмена между грибами-микоризообразователями и растением. **Методом**, позволяющим судить о значении гриба для высшего симбионта по утилизации грибом питательных веществ при выращивании его в чистых культурах воспользовались Мелин (1925), Худяков и Возняковская (1951), Возняковская (1952), Частухин (1955), Эглите (1956а, 1958) и др.

Не касаясь детально данных, полученных при помощи этого метода, укажем лишь, что, наблюдая рост исследуемых грибов-микоризообразователей на простом углеводе — глюкозе, — Мелин предположил, что грибы зависят в этом углеводе от растения-хозяина. Отсутствие роста микоризообразующих грибов на листовом опаде привело Частухина (1953) к заключению о неспособности микоризообразующих грибов разлагать сложные лигно-целлюлозные соединения подстилки и зависимости последних от простых углеводов. Развитие грибов на труднодоступных органических соединениях фосфора и калия позволило Эглите предположить, что роль микоризообразующих грибов заключается в усвоении и передаче этих соединений растению.

**Метод культуры тканей**, в частности культуры корней в стерильных условиях, помог пониманию роли гриба в увеличении корневой поверхности микотрофных растений (Сланкис, 1948—1951).

**Метод изучения физиологии микоризных и немикоризных растений**, а также **биологический метод** исследований продуктов обмена микоризообразующих грибов (Шемаханова, 1955а, 1958) могут иметь большое значение для выяснения роли микориз в питании древесных растений.

Горбунова воспользовалась **методами цитологическим и морфолого-анатомическим**.

Убедительным **методом**, подтвердившим полезную роль микоризообразующих грибов, можно считать применение **радиоактивных изотопов** (Шемаханова, 1955б; Харли, 1959), особенно в сочетании с чистыми культурами (Мелин и Нильсон, 1950, 1952; Мелин, 1959б).

Все существующие гипотезы о полезной роли микоризообразующих грибов для древесных растений можно свести к четырем группам: 1) снабжение минеральными питательными веществами; 2) органическими питательными веществами; 3) водой и 4) ростовыми веществами. Что касается остальных гипотез, существующих в литературе, то они собственно лишь выясняли, каким образом микоризообразующие грибы осуществляют свою полезную деятельность. Здесь существует только три основных направления.

В основе первого лежит учение Хэча (1937), считающего, что полезное действие микоризообразующих грибов как поставщиков минеральных питательных веществ осуществляется за счет не избирательного, а простого увеличения физической адсорбционной поверхности, которое происходит в основном в результате роста микоризных окончаний (дихотомическое, коралловидное и т. д. ветвление) и увеличения размера клеток коровой паренхимы корня. Большое значение Хэч (1936а, 1937) придавал соотношению между корнем и побегом.

Сторонники второго направления значение микоризообразующих грибов видят не в простом увеличении поверхности, а в метаболических процессах обмена между грибом и клетками корня хозяина. В настоящее время большинство ученых придерживаются именно этой точки зрения [Худяков (1952, 1953, 1955), Харли (1959), Харли с сотруд. (1950—1959) и Шемаханова (1955а, 1955б)].

Ученые, придерживающиеся третьего направления, считают, что функция микоризообразующих грибов заключается лишь в упрощении сложных трудноусвояемых для растения веществ почвы при помощи выделения ими соответствующих энзимов [Самцевич, 1953а; Фальк, 1923; Ваксман (цит. по Пессину, 1928)]. Согласно последнему направлению функция микоризообразующих грибов заключается не в непосредственной передаче растению-партнеру питательных веществ, а только в освобождении их из субстрата в легкоусвояемой для растения форме [Ваксман (цит. по Пессину, 1928)].

### **Роль грибов-микоризообразователей в снабжении древесных растений минеральными веществами**

Гипотезу минерального питания растений посредством микориз впервые выдвинул Шталь (1900). Шталь писал, что микориза развивается у растений со слабой транспирацией, что приводит к уменьшению притока минеральных веществ, который и пополняется микоризообразующими грибами. Хотя объяснение в свете новых данных физиологии о роли корневой системы в адсорбции, усвоении и передвижении питательных веществ уже устарели, однако эта гипотеза сыграла свою роль, и в настоящее время доказана роль грибов в снабжении деревьев элементами минерального питания.

Гипотезу минерального питания поддерживали Хэч (1936а, 1937), Мак-Комб (1943), Янг (1940), Мак-Комб и Гриффиц (1946), Рутъен и Даусон (1943) и др.

Хэч считал, что микориза снабжает растение азотом, фосфором и калием (табл. 19). Рутъен и Даусон указывали, что микоризообразующие грибы, помимо фосфора, обеспечивают растение калием, кальцием, магнием и железом.



*Роль микоризообразующих грибов в снабжении сосновых сеянцев минеральными веществами (Хэч, 1936а)*

| Вариант                       | Сухой вес сеянцев, мг | Отношение корня к побегу | Содержание   |                 |              |                 |              |                 |
|-------------------------------|-----------------------|--------------------------|--------------|-----------------|--------------|-----------------|--------------|-----------------|
|                               |                       |                          | азота        |                 | фосфора      |                 | калия        |                 |
|                               |                       |                          | мг на сеянец | % к сухому весу | мг на сеянец | % к сухому весу | мг на сеянец | % к сухому весу |
| Сеянцы с микоризой . . . . .  | 404,6                 | 0,782                    | 5,00         | 1,241           | 0,789        | 0,1957          | 3,02         | 0,744           |
| Сеянцы без микоризы . . . . . | 320,7                 | 1,138                    | 2,69         | 0,849           | 0,236        | 0,0735          | 1,38         | 0,425           |

Харли (1937) отмечал, что микоризные окончания содержат больше азота на единицу сухого веса, чем незараженные корни. Отличие в содержании азота в микоризных корнях различных почвенных горизонтов может служить даже индикатором количества инфекции. По его данным, в слое на глубине 20 см меньше в корнях азота, поэтому меньше и микоризы. Постоянство результатов, показывающих повышенное содержание калия, фосфора и азота в золе микоризных растений (при сравнении содержания золы не только на единицу веса, но и на сеянец), указывает на то, что микоризные сеянцы поглощают больше зольных веществ [Хэч, 1936а, 1937; Финн (Finn, 1942)]. К ним примыкают ученые, которые отдавали предпочтение одному какому-либо элементу минерального питания, например фосфору (Мак-Комб, 1943; Янг, 1940; Мак-Комб и Гриффиц, 1946, и др.), или считали, что основное значение микоризообразующих грибов в превращении труднодоступных для деревьев фосфорных и калийных минеральных соединений [Розендаль и Уайльд (Rosendahl a. Wilde, 1942), Розендаль (1942), Уайльд (1954), Стоун (Stone, 1950), Эглите (1956а, 1956б, 1958)].

Выращивая микоризные и безмикоризные сеянцы хвойных в условиях вегетационного опыта на апатите в качестве единственного источника фосфора и ортоклазе (Розендаль и Уайльд, 1942), полевом шпате, глауконите, сиенит-граните, доломитовом известняке (Уайльд, 1946, 1954) в качестве единственного источника калия авторы показали, что микоризообразующие грибы помогают усваивать фосфор и калий из некоторых указанных соединений, причем активность различных видов микоризообразователей неодинакова.

Положительные результаты с апатитом были получены Стоуном (1950), который также отметил хорошее развитие сосны и на других труднодоступных для растений соединениях фосфора.

Эглите (1958), выращивая чистые культуры грибов на

жидких и плотных питательных средах, пишет о способности микоризообразующих грибов усваивать труднодоступный фосфор из трикальций фосфата  $(Ca_3PO_4)_2$ , фосфата алюминия  $(AlPO_4)$  и фосфата железа  $(Fe_3PO_4)_2$ , а калия — из слюды и силикатов гравия. Если в 1956 г. Эглите заменял в питательных средах легкодоступный К или Р, то в 1958 г. он исключил из состава питательной среды оба элемента, причем слюда как источник калия лучше использовалась в сочетании с трикальций фосфатом и фосфатом алюминия и хуже с фосфатом железа (табл. 20).

Т а б л и ц а 20

Использование грибами-микоризообразователями труднодоступных минеральных соединений (Эглите, 1958)

| Гриб                | Источник фосфора | Источник калия | Сухой вес мицелия, мг |
|---------------------|------------------|----------------|-----------------------|
| Boletus bovinus     | —                | —              | 13                    |
|                     | $Fe_3(PO_4)_2$   | —              | 19                    |
|                     | $Fe_3(PO_4)_2$   | Слюда          | 22                    |
|                     | $Fe_3(PO_4)_2$   | KCl            | 34                    |
|                     | $AlPO_4$         | KCl            | 51                    |
|                     | $Ca_3(PO_4)_2$   | KCl            | 41                    |
|                     | $KH_2PO_4$       | $KH_2PO_4$     | 52                    |
| Boletus* variegatus | —                | —              | 29,5                  |
|                     | $Fe_3(PO_4)_2$   | —              | 59,0                  |
|                     | $AlPO_4$         | —              | 97,0                  |
|                     | $Fe_3(PO_4)_2$   | Слюда          | 78,0                  |
|                     | $AlPO_4$         | Слюда          | 119,5                 |
|                     | $KH_2PO_4$       | $KH_2PO_4$     | 138,5                 |
|                     | $Ca_3(PO_4)_2$   | Слюда          | 80                    |
| Boletus granulatus  | —                | —              | 14                    |
|                     | $Ca_3(PO_4)_2$   | KCl            | 52                    |
|                     | $AlPO_4$         | KCl            | 59                    |
|                     | $Fe_3(PO_4)_2$   | KCl            | 90                    |
|                     | $AlPO_4$         | Слюда          | 76                    |
|                     | $Fe_3(PO_4)_2$   | »              | 49                    |
|                     | $Ca_3(PO_4)_2$   | »              | 92                    |
|                     | $KH_2PO_4$       | $KH_2PO_4$     | 62                    |

\* Средние данные из двух опытов Эглите.

Опыты по выяснению возможности утилизировать микоризообразующими грибами фосфор из труднодоступных соединений, проведенные нами с апатитом и трикальций фосфатом в качест-

ве источников азота (рис. 32), показывают, что все, образующие и не образующие микоризу, грибы способны утилизировать апатит и трикальций фосфат. Из микоризообразующих грибов

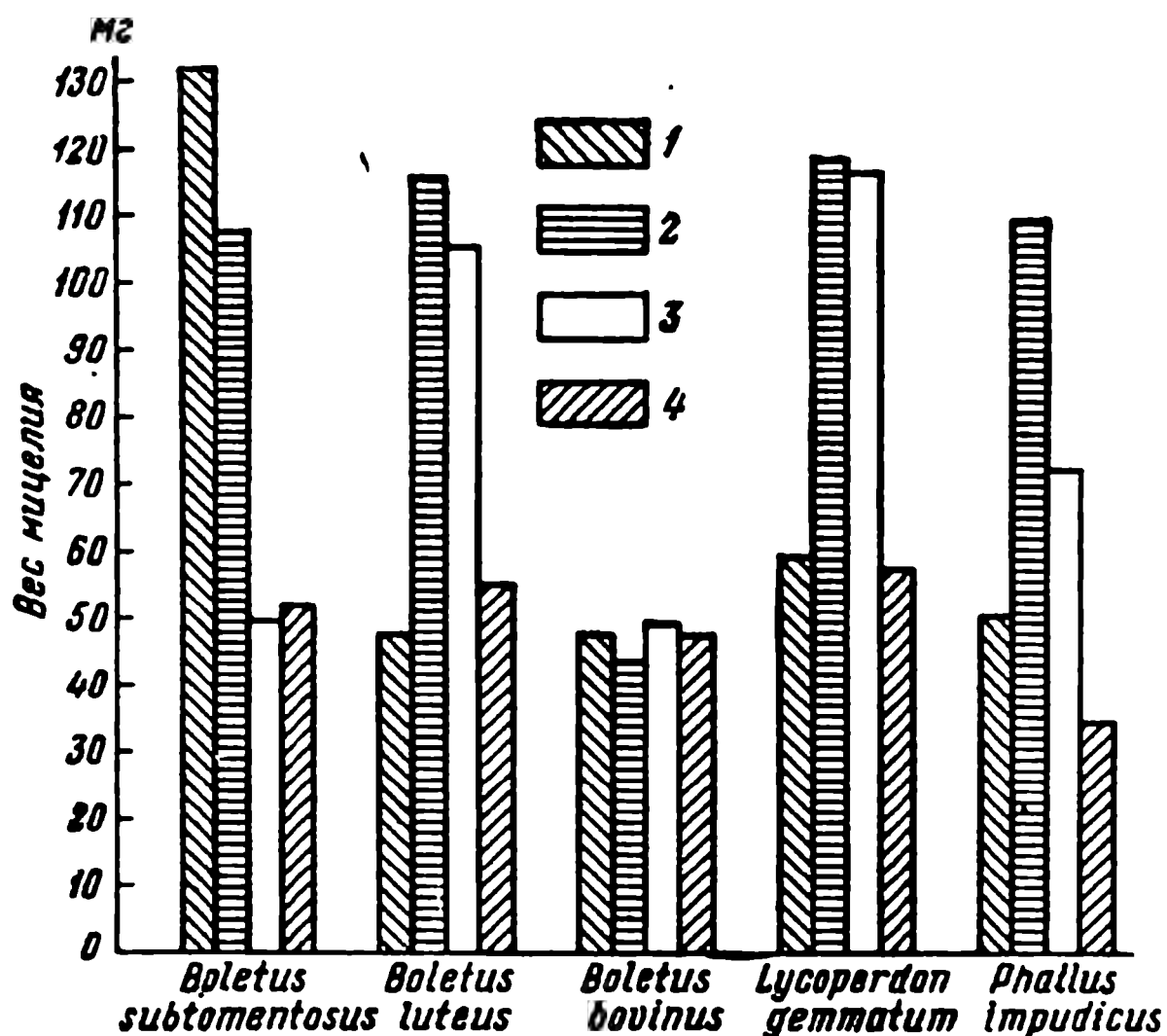


Рис. 32. Развитие грибов в жидкой питательной среде с труднодоступными соединениями фосфора

1 — апатит; 2 —  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ; 3 — фитин; 4 — глицерофосфат

*Boletus subtomentosus* лучше усваивал апатит, а *Boletus luteus* — трикальций фосфат. Хуже всего использовал оба соединения *Boletus bovinus*. Апатит, за исключением *Boletus subtomentosus*, лучше усваивался немикоризообразующими грибами, мицелий которых тесно срастался с частицами солей.

### Роль грибов-микоризообразователей в снабжении древесных растений органическими веществами

Основоположником гипотезы усвоения при помощи микоризообразующих грибов органических соединений почвы является Франк (Frank, 1886, 1888, 1892). По этой гипотезе основная роль гриба заключается в снабжении растения-хозяина азотсодержащими органическими соединениями. Франк считал, что микоризообразующие грибы переводят азот гумусовых соединений (особенно гумата кальция) в усвояемую для деревьев форму. Эта гипотеза имеет много последователей (Мюллер.

1886), Никитинский (1902), Гессельман (Hesselman, 1927), Вильямс (1947), Мелин (1925, 1959б), Мелин и Нильсон (1953) и др.

Вильямс, характеризуя значение микориз для питания растений, писал: «Трибница микоризы как бесхлорофильный организм разрушает органическое вещество, ульминовую и апокреновые кислоты, используя их богатое содержание азота и снабжает ими своего сожителя — дерево» (Почвоведение, Сельхозгиз, 1947, стр. 90—91).

Мелин считал, что грибы-микоризообразователи могут усваивать и передавать хозяину не только органические азотистые соединения, но и фосфорорганические, как нуклеиновые кислоты. В 1925 г. Мелин, выращивая в стерильных культурах *Pinus silvestris* и *Pinus Abies* при единственных источниках азота — пептоне и нуклеиновая кислота, нашел, что трехлетние сеянцы, образовавшие микоризу, имели лучшие признаки роста, более длинные и темные иглы хвои и большее содержание азота по сравнению с немикоризными того же возраста. Особенно отличались по указанным признакам сеянцы, выращенные на пептоне. На основании этих данных Мелин заключил, что азот из сложноорганических веществ легче утилизируется при помощи микоризы, и рассматривал последнюю как орган, ассимилирующий азот для древесных растений. Способность микоризообразующих грибов использовать азот из гуминовых веществ была также подтверждена Мелином (1925) и при выращивании чистых культур грибов на средах, содержащих в качестве источника азота гумат аммония.

Данные Мелина об утилизации азота из пептона и нуклеиновой кислоты чистыми культурами микоризообразующих грибов были впоследствии подтверждены работами Эглите (1956б, 1958) на грибах *Boletus bovinus*, *Boletus variegatus* и *Boletus granulatus*. Кроме того, Эглите отметил, что указанные выше грибы усваивают из этих соединений, а также и из фитина не только азот, но и фосфор, причем фитин служит лучшим источником азота, а нуклеиновая кислота — фосфора (табл. 21). В то же время Мак-Ардл (1932) нашел, что при выращивании сеянцев на пептоне в качестве источника азота микоризные и немикоризные сеянцы в равной мере страдали от недостатка азота.

Способность микоризообразующих грибов использовать азот из гуматов отмечали Возняковская (1952) и Худяков (1952). Азот усваивался только в присутствии глюкозы. Гуматы источником углерода служить не могут. Гуматы оказывали стимулирующее действие и при добавлении их к питательной среде, содержащей гидролизат казеина. Худяков (1952) полагает, что микоризообразующие грибы извлекают из гуминовой кислоты не только аминокислоты, которые сами синтезировать не могут,

*Использование грибами-микоризообразователями сложных органических соединений фосфора (сводная таблица из работ Эглите, 1958)*

| Гриб                  | 1-й опыт                 |                          |                                | 2-й опыт                 |                          |                                |
|-----------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------------|
|                       | источники                |                          | Сухой<br>вес мице-<br>ल्या, мг | источники                |                          | Сухой<br>вес мице-<br>ल्या, мг |
|                       | P                        | N                        |                                | P                        | N                        |                                |
| Boletus<br>bovinus    | —                        | —                        | 49                             | —                        | —                        | 40                             |
|                       | $\text{KH}_2\text{PO}_4$ | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 216                            | $\text{KH}_2\text{PO}_4$ | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 143                            |
|                       | Фитин                    | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 181                            | Нуклеиновая<br>кислота   | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 150                            |
|                       | Фитин                    | Фитин                    | 197                            | Нуклеиновая<br>кислота   | Нуклеиновая<br>кислота   | 135                            |
| Boletus<br>variegatus | —                        | —                        | 94                             | —                        | —                        | 79                             |
|                       | $\text{KH}_2\text{PO}_4$ | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 162                            | $\text{KH}_2\text{PO}_4$ | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 194                            |
|                       | Фитин                    | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 167                            | Нуклеиновая<br>кислота   | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 190                            |
|                       | Фитин                    | Фитин                    | 312                            | Нуклеиновая<br>кислота   | Нуклеиновая<br>кислота   | 252                            |
| Boletus<br>granulatus | —                        | —                        | 31                             | —                        | —                        | 81                             |
|                       | $\text{KH}_2\text{PO}_4$ | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 184                            | $\text{KH}_2\text{PO}_4$ | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 182                            |
|                       | Фитин                    | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 156                            | Нуклеиновая<br>кислота   | $\text{NH}_4\text{NO}_3$ | 181                            |
|                       | Фитин                    | Фитин                    | 278                            | Нуклеиновая<br>кислота   | Нуклеиновая<br>кислота   | 241                            |

но и полностью удовлетворяют за счет ее азота свой белковый обмен.

В заключение Возняковская и Эглите приходят к единому мнению, что микориза играет большую роль в снабжении древесных пород, произрастающих на бедных малоплодородных почвах, питательными веществами.

Рубин и Обручева (1955) на основании состава гуминовых кислот, в который, по Кононовой (1951), входят фенолы, гетероциклические азотистые соединения и белковые цепочки, включающие углеводные остатки и азот, считают, что использование гуминовой кислоты возможно и как источника витаминов В<sub>1</sub> и РР. Мелин и Нильсон (1953) показали возможность усвоения органических соединений микоризообразующими грибами, в частности глютаминовой кислоты, меченной по N<sup>15</sup>, и передачи ее надземной части сосновых сеянцев.

В наших опытах по выяснению роли микоризообразующих грибов в снабжении растений сложными органическими веществами мы ограничились гуматом натрия, фитином, нуклеиновой кислотой и глицерофосфатом. В основном изучалась способность грибов усваивать эти соединения при выращивании их в жидких питательных средах. Гумат натрия использовался в качестве источника азота, фосфора и стимулятора роста, а фитин, глицерофосфат и нуклеиновая кислота — в качестве фосфора. Применяемые нами концентрации: 50; 20; 6; 1; 0,1; 0,6; 0,01; 0,001 % на 1 л среды Мелина с рН 4,5, содержащей в обязательном порядке  $B_1$ .

В опыте с гуматом натрия был использован целый ряд грибов обычной почвенной микрофлоры: *Trichothecium roseus*, *Aspergillus* sp., *Choanophora* sp., *Helminthosporium* sp., *Decocum* sp., *Stysanus* sp., *Trichoderma lignorum*, *Chaetomium* sp., *Rhizopus nigricans*, *Stachybotrys* sp., *Fusarium* sp., почвенных микрофитов немикоризообразователей *Lycoperdon gemmatum* и *Phallus impudicus* и микоризообразующих грибов *Boletus bovinus*, *Boletus luteus*, *Boletus edulis*, *Amanita muscaria* и *Amanita rubescens*.

В результате проведенных опытов ни один из перечисленных микоризообразующих грибов не усваивал гуматы не только в качестве источника углерода, но и азота. Не способствовали росту и малые дозы внесенных гуматов, примененные нами в качестве стимулятора роста на фоне кислого фосфорнокислого аммония и глюкозы. Иная картина наблюдалась с почвенными микрофитами. Углерод гуматов ими тоже не усваивался, но зато они служили в качестве довольно хорошего источника азота.

Отрицательные результаты при использовании гумуса в качестве источника азота для выращивания микоризообразующих грибов получил и Мак-Ардл (1932).

Поставленные нами опыты по усвоению фитина и глицерофосфата грибами *Boletus subulomentosus*, *Boletus luteus*, *Boletus bovinus*, *Lycoperdon gammatum* и *Phallus impudicus* и нуклеиновой кислоты *Boletus bovinus* в качестве источника фосфора вполне согласовались с данными Эглите (1958) и Мелина (1925). Указанные грибы довольно хорошо усваивали эти соединения, причем лучше всего фитин (рис. 32).

Источником азота и фосфора для микоризообразующих грибов могут быть и органические субстраты. Эглите (1958) пишет, что листовая подстилка может служить для микоризообразующих грибов источником всех питательных веществ, за исключением углеводов. Сobotка (1956а, 1957) также выращивал некоторые микоризообразующие грибы на одной еловой и сосновой хвое, а также на торфе.

Способность микоризообразующих грибов извлекать минеральные вещества из органических соединений отмечал и Шу-



бин (1957). Наблюдая лучший рост и развитие микоризных сеянцев по сравнению с немикоризными на разложившихся стволах, а также гибель немикоризных сеянцев на третий год жизни, Шубин пришел к выводу, что в этих условиях микотрофия необходима для роста ели и образовавшиеся микоризы позволяют ей расти длительное время, не страдая от недостатка минерального питания.

Опыты, проведенные нами в стерильных условиях с торфами, зараженными за три месяца до посадки семян грибами *Boletus luteus*, *Boletus bovinus* и *Boletus subtomentosus*, показали, что эти грибы, развиваясь на некоторых низинных торфах — осоковом, гипновом, охристом, при добавлении глюкозы делают их доступными для своего растения-хозяина, причем вещества, полученные в результате разложения торфа могут усваиваться и обычными сосущими корешками сеянцев при помощи корневых волосков. В компостированных торфах ни одна сосенка не погибла, и рост их был лучше, а цвет хвои зеленый. Сеянцы, выращенные в компостированных торфах, обладали более развитым стволиком, большим количеством игл и лучше развитым корнем (табл. 22), а сосущие корешки были покрыты корневыми волосками. Образования микоризы и вильчатого ветвления корешков не наблюдалось. Сеянцы, выросшие на некомпостированных торфах, имели короткий корень и большей частью опробковевшие сосущие корешки.

О возможности усвоения из сложных органических соединений почвы углерода микоризообразующими грибами эктотрофной микоризы высказываются лишь Мак-Дугалл и Дюфренуа (1944), Янг (1940) и Частухин (1955). Частухин доказательством усвоения углерода из таких соединений считал установленную им способность развития некоторых грибов-микоризообразователей в чистой культуре на гнилой древесине, находящейся в последней стадии распада.

Янг предполагал, что микоризообразующие грибы снабжают дерево (сосну) углеводами, которые они получают из растительных остатков, находящихся в почве. Янг также отмечал, что грибы *Boletus granulatus* и *Boletus viscidus*, развиваясь на целлюлозе, образовывали растворимые углеводы. Мак-Дугалл и Дюфренуа на основании наблюдений за ростом микоризных корешков в культуре пришли к выводу, что в некоторых условиях микоризообразующие грибы могут снабжать корни веществами, содержащими углерод.

В заключение можно сказать, что вопрос об усвоении грибами-микоризообразователями труднодоступных для растения органических веществ требует дальнейшего уточнения, так как имеющиеся в этом направлении работы весьма недостаточны.

Полученные противоречивые данные по усвоению гуматов микоризообразующими грибами, возможно, следует отнести за

*Развитие однолетних сеянцев сосны в торфах, компостированных грибами-микоризообразователями (чистые культуры)*

| Гриб                     | Торф     | Вариант            | Число<br>игл | Высота<br>стволика,<br>см | Длина<br>корня, см | Общая<br>длина се-<br>янца, см |
|--------------------------|----------|--------------------|--------------|---------------------------|--------------------|--------------------------------|
| Boletus<br>subtomentosus | Охристый | Некомпостированный | 9            | 4,5                       | 1,2                | 5,7                            |
|                          |          | Компостированный   | 38           | 7,4                       | 8,4                | 15,8                           |
|                          | Осоковый | Некомпостированный | 10           | 3,4                       | 1,0                | 4,4                            |
|                          |          | Компостированный   | 4,5          | 6,3                       | 8,5                | 14,8                           |
| Boletus<br>bovinus       | Гипновый | Некомпостированный | 27           | 4,0                       | 5,5                | 9,5                            |
|                          |          | Компостированный   | 31           | 3,8                       | 12,2               | 16,0                           |
| Boletus<br>luteus        | Гипновый | Компостированный   | 40           | 4,2                       | 7,6                | 11,8                           |

счет происхождения гуминовых кислот. Мелин (1923а, 1925) указывает, что микоризообразующие грибы хорошо растут не во всех природных гумусовых почвах. Например, вытяжка из мulla сильно замедляет рост грибов. Весьма возможно также, что разложения гуминовой кислоты микоризообразующими грибами можно достигнуть при наличии в среде других легкодоступных источников азота, обеспечивающих на первых порах активное развитие грибницы.

### Ферменты микоризообразующих грибов

О роли микоризообразующих грибов в снабжении деревьев труднодоступными сложными органическими веществами судили также по ферментам, образуемым ими, и по их активности. Некоторые авторы использовали метод выращивания микоризообразующих грибов на соответствующих органических веществах и о ферментативной деятельности грибов судили или по раз-

витию мицелия (Мелин, 1925; Норкранс, 1944, 1950), или определяли образующиеся при этом ферменты (Линдеберг, 1948).

Другие определяли энзимы, находящиеся в мицелии плодовых тел (Мелин, 1925; Рубин и Обручева, 1954, 1955; Обручева, 1953), по микрохимическим реакциям в клетках коровой паренхимы микориз (Мак-Дугалл и Дюфренуа, 1944, 1946) и по наличию активности внеклеточных ферментов, выделяемых микоризами (Купревич, 1952; Смирнова, 1959; Самцевич, 1955 и Самцевич и Катеринич, 1954). Определяя энзимы в плодовых телах микоризообразующих грибов, Мелин установил, что грибы *Boletus luteus*, *Amanita muscaria*, *Lactarius deliciosus*, *Russula rubra*, *Boletus edulis*, *Boletus variegatus* производят гидролитические ферменты — протеазу, нуклеазу, пектиназу, уреазу и дезамидазу, а *Lactarius deliciosus*, *Amanita muscaria*, *Boletus granulatus* и *Boletus elegans* образуют нуклеазы. Активность энзим у указанных грибов была неодинакова, на основании чего Мелин заключил, что различные микоризообразующие грибы приурочены в природе и к различным органическим соединениям азота. Наличие дезамидаз, протеазы и нуклеазы Мелин подтвердил хорошим развитием этих грибов на мочеvine, аспарагине, гуанине и гипоксантине, внесенных в питательную среду в качестве источников азота. Однако Рубин и Обручева (1954) и Обручева (1953) протеолитических ферментов у представителей *Boletus* — *Boletus edulis*, *Boletus subtomentosus* и *Boletus luteus* — ни в плодовых телах, ни в мицелии не обнаружили. Авторы также отметили у перечисленных грибов низкую активность гидролитических ферментов, среди которых карбоксилазы (инвертаза, цитаза, целлюлаза и  $\beta$ -амилаза) полностью отсутствовали, что, по мнению авторов, указывало на возможность утилизации грибами-микоризообразователями только простых углеводов.

Наличие энзимов, разрушающих пектин, было подтверждено у *Boletus elegans* Хау (1940). Возняковская и Рыжкова (1955) у других представителей *Boletus* — *Boletus edulis*, *Boletus luridus*, *Boletus subtomentosus* и *Boletus luteus* — протопектиназу не обнаружили.

Купревич (1952), определяя внеклеточные ферменты, выделяемые микоризными окончаниями березы, сосны, ели, клена, осины и дуба, а Самцевич (1955) только дуба, обнаружили наличие каталазы, амилазы, инвертазы, тирозиназы и фенолазы. Кроме того, Купревич нашел еще протеазу, уреазу, аспарагиназу и целлюлазу (последнюю только у сосны и ели). Однако, сравнивая активность микоризы и немикоризных корешков, они пришли к противоположным выводам. Самцевич не обнаружил никакой разницы в составе ферментов микориз и немикоризных корешков. Купревич, наоборот, на основании своих данных пришел к выводу, что корни растений, имеющих микоризы, характеризуются бóльшим набором и лучшей активностью ферментов

по сравнению с немикоризными. Купревич считает, что микориза использует некоторые органические вещества в качестве питания для высшего растения при помощи активного воздействия ферментами. -

Что касается окислительных ферментов, то Рубин и Обручева не обнаружили дегидразной активности у грибов *Boletus edulis*, *Boletus subtomentosus* и *Boletus luteus*. В то же время Мак-Дугалл и Дюфренуа при помощи микрохимических реакций нашли в паренхимных клетках микориз дегидразу и оксидазу. Смирнова обнаружила амилазу и каталазу в листьях и корнях микоризных сеянцев дуба, которые в этих сеянцах были активнее, чем у немикоризных. Смирнова работала уже не с отделенной корневой системой, а с целыми сеянцами.

По данным Линдеберга (1948), грибы, принадлежащие к родам *Boletus*, *Amanita*, *Clitopilus*, *Rhizopogon*, или совсем не содержат полифенолоксидазы, или образуют ее в очень незначительных количествах. Исключение составлял только *Boletus subtomentosus*. Виды *Lactarius*, например *Lactarius deliciosus*, производят этот фермент в значительных количествах. Образующаяся у *Lactarius deliciosus* полифенолоксидаза окисляет пирокатехин и гидрохинон [Линдеберг и Холм (Lindeberg u. Holm, 1952)].

К сожалению, в опытах некоторых авторов были досадные неточности. Например, Купревич сравнивал ферментные системы и активность микориз древесных пород с корешками травянистых растений, а у Самцевича, по существу, вообще в опыте не было немикоризных корешков, так как, судя по его данным, немикоризные корешки имели микоризы, но обнаруживаемые им под микроскопом. Микоризы же в различной и особенно в молодой стадии развития, по всей вероятности, обладают и неодинаковой активностью ферментов. Не была также проверена стерильность корешков, участвующих в опытах. Нам кажется, что примененная ими стерилизация недостаточна. По нашим данным, даже предварительное отмывание с последующей стерилизацией корешков в течение часа и более в растворе 5%-ной хлорной извести не освобождает микоризы полностью от присутствующей на их поверхности микрофлоры. В связи с этим определенный Купревичем, Самцевичем и Смирновой комплекс ферментов немикоризных и особенно микоризных окончаний, по-видимому, складывался из ферментов, выделяемых микоризными грибами и микрофлорой, находящейся на их поверхности.

Следовало бы также при сравнении активности ферментов привести их к какой-либо единице, хотя бы к весу корешков.

Не давая представления о наборе ферментов и ферментативной активности микоризообразующих грибов, эти данные создают, однако, некоторое представление о поведении микоризных

сеянцев в природных условиях, ферментативный набор корневой системы которых довольно разнообразен (Самцевич и Купревич) и активен (Смирнова, 1959).

Как видно, составить какое-либо определенное мнение о ферментах микоризообразующих грибов не представляется возможным. Можно лишь с уверенностью сказать, что состав ферментов и их активность к утилизации различных сложных органических соединений у различных микоризообразующих грибов неодинаковы.

Возможность образования микоризообразующими грибами целлюлазы, показанная в работах Норкранс (1944, 1951), сомнительна. Однако предположение, что глюкоза способствует активности микоризообразующих грибов к продуцированию у них некоторых ферментов, имеет здравый смысл. На это обстоятельство указывают и данные Мелина (1946) — о возможности выращивания *Boletus variegatus* на лесной подстилке только при добавлении глюкозы — и наши наблюдения по разведению микоризообразующих грибов *Boletus subtomentosus*, *Boletus bovinus*, *Boletus luteus* и *Paxillus involutus* на торфах, приобретших способность его разлагать в присутствии глюкозы.

### **Роль грибов-микоризообразователей в фиксации атмосферного азота**

Вопрос, могут ли микоризообразующие грибы, подобно клубеньковым бактериям, ассимилировать азот из воздуха, начал интересовать ученых с тех пор, как была обнаружена микориза и выявлена ее роль в питании растений. Поскольку к грибам-микоризообразователям древесных пород относились вначале даже и виды *Penicillium*, естественно, что и они предполагались как возможные азотофиксаторы. Однако, как показали тщательные исследования Дуггара и Дэвиса (Duggar a. Davis, 1916), виды *Penicillium* вообще к фиксации азота не способны.

Выяснением возможности фиксации атмосферного азота грибами-микоризообразователями древесных пород занимались Мюллер (1903а, 1903б), Мёллер (1903, 1906, 1947), Мелин (1921, 1925, 1936) и Бонд и Скотт (Bond a. Scott, 1955).

Исследования Мёллера (1906) и Мелина были вызваны выводами Мюллера о способности грибов-микоризообразователей фиксировать азот из воздуха, основанные им на наблюдениях в природе. Оба ученых в своих выводах пришли к одинаковому заключению, что грибы, образующие микоризу у древесных пород, не являются азотофиксаторами.

Работы Мелина с достаточной достоверностью подтверждали полное отсутствие у исследованных им грибов-микоризообразователей древесных пород способности к фиксации атмосферного азота. По данным Мелина, микоризообразующие грибы не

развивались в безазотистых средах и через два месяца после посева погибали (1921, 1925). В другом опыте Мелина у сеянцев, образовавших микоризу, и сеянцев без микоризы, выращенных в песчаной, безазотистой среде, количество азота в обоих вариантах было одинаковым.

В настоящее время при помощи изотопов окончательно установлено, что микоризообразующие грибы не являются азотфиксаторами. Используя изотоп  $N^{15}$ , Бонд и Скотт (1955) не обнаружили способности фиксировать азот ни у грибов, образующих эктотрофные микоризы *Pinus silvestris*, ни у грибов эндотрофной микоризы *Calluna vulgaris*. В опытах с микоризными сеянцами *Pinus silvestris* действию изотопа подвергалась одна корневая система, находившаяся в замкнутом пространстве. Единственным возражением против этих данных, как, кстати, отмечают и сами авторы, является наличие неблагоприятных условий для дыхания корней во время воздействия изотопов. Почвенный воздух в это время содержал лишь 10% кислорода. Однако опыт, поставленный авторами в таких же условиях с клубеньковыми бактериями, дал положительный результат.

### **Роль микоризообразующих грибов в снабжении древесных растений водой**

Некоторые ученые (Худяков, 1952; Рунов, 1955) отмечают как одну из полезных для растения функций гриба-микоризообразователя — способность его снабжать растение-хозяина водой. Худяков считал, что мицелий микоризообразующего гриба, простираясь в почве на большие расстояния, может подавать воду высшему растению из более влажных слоев почвы через зону физиологической сухости. Свое предположение Худяков основывает на опыте с грибом *Neurospora crassa*.

Воспитывая указанный гриб в пробирке длиной 300 см, в которой питательная среда (сусло-агар) занимала лишь 10 см, а гриб развивался на всю длину пробирки, Худяков доказывал, что рост воздушного мицелия гриба осуществляется за счет подачи воды и питательных веществ к верхушечной точке роста из питательной среды.

Данные Рунова (1955), основанные на непосредственных наблюдениях в полевых опытах, более показательны. Рунов указывает на раннее усыхание немикоризных дубков по сравнению с микоризными в условиях низкой обеспеченности влагой. Можно также сослаться на Власова (1952а), который наблюдал, как правило, отпад немикоризных дубовых сеянцев в связи с засухой в Волгоградской области.

Мишустин (1955) тоже отмечает, что трехлетние микоризные сеянцы дуба лучше переносят дефицит влаги и вегетируют дольше.





Рис. 33. Развитие *Boletus bovinus* в среде с осмотическим давлением 1, 3, 5, 7 атм



Рис. 34. Развитие *Boletus bovinus* в среде с осмотическим давлением в 8, 9 и 10 атм

Пытаясь внести некоторую ясность в вопрос о роли микоризообразующих грибов в засушливых условиях, мы поставили опыты по выяснению выносливости грибов, сеянцев сосны и дуба к различным осмотическим давлениям и засоленности. Попутно сравнивалось осмотическое давление в клетках корневых волосков дуба, сосны и микоризообразующих грибов.

Опыт проводился нами в жидкой среде Мелина с микоризообразующими грибами *Boletus subtomentosus*, *Boletus luteus* и *Boletus bovinus*. Осмотическое давление в среде создавалось в одной серии опытов прибавлением  $\text{KNO}_3$ , а в другой  $\text{NaCl}$ . Следовательно, получалась также и засоленная среда. При применении  $\text{NaCl}$  исследовалось действие осмотических давлений от 1 до 10 атм (Аникеев, Обухова, Сказкин и Чижевская, 1951). Полученные результаты, о которых судили по сухому весу мицелия (рис. 33 и 34 и табл. 23), показывают, что грибы могут хорошо развиваться и при высоком осмотическом давлении среды, а также и ее засоленности. Микроскопический анализ грибницы плазмолиза содержимого не обнаружил.

Таблица 23

Выносливость микоризообразующих грибов к осмотическому давлению среды при внесении  $\text{NaCl}$

| Осмотическое давление, атм | Сухой вес мицелия, мг  |                       |                              | Осмотическое давление, атм | Сухой вес мицелия, мг  |                       |                              |
|----------------------------|------------------------|-----------------------|------------------------------|----------------------------|------------------------|-----------------------|------------------------------|
|                            | <i>Boletus bovinus</i> | <i>Boletus luteus</i> | <i>Boletus subtomentosus</i> |                            | <i>Boletus bovinus</i> | <i>Boletus luteus</i> | <i>Boletus subtomentosus</i> |
| 1                          | 20,0                   | —                     | 42,0                         | 6                          | 23,0                   | 10,0                  | —                            |
| 2                          | 28,0                   | —                     | 22,0                         | 7                          | 17,0                   | 14,0                  | —                            |
| 3                          | 27,0                   | —                     | 37,0                         | 8                          | 24,0                   | 19,0                  | —                            |
| 4                          | 24,0                   | 14,0                  | 34,0                         | 9                          | 29,0                   | 13,0                  | —                            |
| 5                          | 22,0                   | 12,0                  | —                            | 10                         | 29,0                   | 19,0                  | —                            |

Концентрации  $\text{KNO}_3$  до 2,0 г на 1 л среды не прекращали развития гриба *Boletus subtomentosus* (табл. 24).

Осмотическое внутриклеточное давление, определяемое по наступающему плазмолизу у погруженных в растворы сахаразы исследуемых объектов, показало, что плазмолиз у корневых волосков дуба наступал через 20 мин. в растворах сахаразы 0,4 N, у корневых волосков сосны при 0,5 N.

Что касается грибов *Boletus luteus* и *Boletus bovinus*, то плазмолиз у *Boletus luteus* не наблюдался нами даже при нахождении его в 0,9 N, а *Boletus bovinus* в 0,7 N растворах сахаразы в течение суток. Клетки при этом оставались живыми, о чем свидетельствовала примененная нами прижизненная окраска нейтральной красной.

Сравнивая эти результаты с данными, полученными в опытах с жидкими средами, можно сделать вывод, что они, во-первых, совпадают друг с другом, во-вторых, внутриклеточное давление у исследованных нами грибов намного превышает осмотическое давление корневых волосков сосны и дуба. Наличие

Т а б л и ц а 24

*Рост грибов при разных концентрациях азотнокислого калия*

| Содержание $KNO_3$ в 100 мл среды, г | Осмотическое давление, атм | Вес сухого мицелия, мг       |
|--------------------------------------|----------------------------|------------------------------|
|                                      |                            | <i>Boletus subtomentosus</i> |
| 0,5                                  | 3,04                       | 21,0                         |
| 1,0                                  | 6,0                        | 19,6                         |
| 1,5                                  | 8,8                        | 22,0                         |
| 2,0                                  | 11,9                       | 18,0                         |

же большего осмотического давления у грибов является, по-видимому, некоторым их преимуществом перед корневыми волосками при недостатке влаги в почве и при ее физиологической сухости, вызывающих повышенную концентрацию солей в зоне корня. Это же положение подтверждается наблюдениями, что сеянцы дуба и сосны без микоризы не выносят засоленных почв. Желуди и семена сосны при внесении 3,44 г NaCl на 1 кг песка (осмотическое давление 2 атм) не прорастали. Добавление такого же количества NaCl под двухмесячные немикоризные сеянцы сосны и дуба привело к гибели последних. Наши наблюдения, проведенные в солонцах Аршань-Зельменя, показали, что все выжившие сеянцы дуба имели на своих корнях микоризы.

**Роль микоризообразующих грибов  
в снабжении древесных растений витаминами  
и ростовыми веществами**

По литературным данным, а также материалам, полученным нами (Шемаханова, 1957), инокуляция почвой из-под соответствующих насаждений, посевов древесных пород, в частности сосны и дуба, способствует их приживаемости и росту. Аналогичные результаты неоднократно приходилось нам наблюдать в вегетационных и полевых опытах и при внесении чистых культур грибов-микоризообразователей или продуктов их метаболизма.

Заражение почвы чистыми культурами грибов-микоризообразователей в виде растертого мицелия или внесение культураль-

ной жидкой среды из-под грибов-микоризообразователей улучшало развитие сеянцев, несмотря на отсутствие микоризы на их корнях. Сеянцы реагировали увеличением корневой системы и ее сухого веса или увеличением надземной части — высоты стволика и количества листьев (рис. 35).



Рис. 35. Действие гриба *Scleroderma verrucosum* на развитие сеянцев дуба

а — возраст культуры два месяца; б — возраст культуры две недели; в — контроль (без внесения гриба)

Дальнейшие вегетационные опыты, поставленные нами с чистыми культурами грибов различного возраста при выращивании дуба и сосны, показали, что, несмотря на отсутствие микоризы, не только само внесение чистых культур грибов и культуральной жидкости из-под микоризообразующих грибов, но и возраст их соответственно влияли на развитие однолетних сеянцев указанных пород (рис. 35 и табл. 25).

Приведенные данные указывают на выделение грибами-микоризообразователями каких-то биотических активных веществ.

Данные об образовании микроорганизмами биотических веществ неоднократно цитировались в литературе. Многие бактерии образуют витамины и ростовые вещества из группы ауксинов. По литературным данным (Красильников, 1955), бактерии образуют витамины группы В ( $B_1$  и  $B_2$ ), биотин, пантотеновую кислоту, никотиновую кислоту, пара-аминобензойную кислоту, ауксин (Разницына, 1938) и другие вещества (Z). Особенно много витаминов продуцируют азотобактер, клубеньковые бактерии и некоторые виды неспороносных бактерий из рода *Pseu-*

Влияние различного возраста чистых культур грибов-микоризообразователей на развитие однолетних и двухлетних сеянцев дуба

| Вариант                                                | Высота сеянцев |       | Сухой вес сеянцев |       | Наличие микоризы |
|--------------------------------------------------------|----------------|-------|-------------------|-------|------------------|
|                                                        | см             | %     | г                 | %     |                  |
| Однолетки                                              |                |       |                   |       |                  |
| Контроль . . . . .                                     | 14,10          | 100   | 3,91              | 100   | Не образовалась  |
| Двухнедельная культура Boletus subtomentosus . . . . . | 15,28          | 108,3 | 3,36              | 85,9  | »                |
| Месячная культура Boletus subtomentosus . . . . .      | 19,3           | 136,8 | 4,35              | 111,2 | »                |
| Двухлетки                                              |                |       |                   |       |                  |
| Контроль . . . . .                                     | 21,9           | 100   | 6,61              | 100   | »                |
| Двухнедельная культура Boletus subtomentosus . . . . . | 21,75          | 99,3  | 6,32              | 95,6  | »                |
| Месячная культура Boletus subtomentosus . . . . .      | 28,50          | 130,1 | 9,37              | 141,7 | »                |

domonas. По данным, приведенным Краси́льниковым, из 153 культур разных микроорганизмов (микобактерий и бактерий), 73 образуют витамин В<sub>2</sub> и 65 — гетероауксин.

Среди грибов также известны представители, образующие вещества из группы ауксинов и витамины. Так, например, Нилсон (1930) указывает на представителей семейства Мисогасеае Rhizopus suipus и Absidia gamosa, образующих ризопин — вещество по своей химической природе близкое к гетероауксину. Sterigmatocystis niger из семейства Аспергиллацеае также образует гетероауксин. Келли отмечает «хорошо известную способность почвенных грибов... вырабатывать гетероауксин» (Келли, 1952). Однако представители группы, образующие ауксины, менее изучены. Значительно более широко известны представители грибов, образующих витамины. Образование последних наблюдалось и у представителей базидиомицетов, относящихся к группе дереворазрушающих грибов (Билай, 1946).

Выделение почвенными микроорганизмами витаминов — одно из звеньев сложных взаимоотношений между низшими и высшими растениями. Оно обеспечивает возможность получить недостающие растительному организму витамины и тем самым способствовать лучшему их развитию. По данным Ратнера и Доброхотовой (1956), витамины, выделяемые ризосферными микроорганизмами, могут влиять на превращения нитратного азота в корнях. Добавочная подкормка витаминами усиливает

процессы первичной переработки минерального азота в корнях растений, что может иметь значение, когда общий ход обмена азотистых веществ в растениях недостаточен для полноценного использования предоставленного для них источника азота.

Вопрос о возможной роли микоризообразующих грибов в снабжении древесных растений ростовыми веществами неоднократно поднимался в литературе. Еще Линдквист (Lindquist, 1939) указал, что фильтрат из-под некоторых микоризообразующих грибов улучшает развитие еловых семян, увеличивая количество игл, длину стволика, сухой вес корневой системы и надземной части. Им была высказана мысль о выделении микоризами стимуляторов роста, которым он приписывал значение питательных веществ. Главным фактором в отношениях, существующих между растением-хозяином и грибом-симбионтом, Линдквист считал обмен ростовыми веществами. Однако природа ростовых веществ не была им изучена. В 1939 г. Ромель отверг теорию Линдквиста и возродил первоначальные представления Франка (1888) о роли микоризообразующих грибов в азотном питании растений. Однако вопрос о возможности выделения грибами-микоризообразователями ростовых веществ все же продолжал время от времени возникать в литературе.

Возможность воздействия грибов-микоризообразователей на высших симбионтов при помощи ростовых веществ отмечали еще Мак-Дугалл и Дюфренуа (1944). На основании цитохимических исследований ученые заключили, что микоризообразующие грибы выделяют ауксин. Рейнер и Нелсон-Джонс (1949) указывали, что грибы-микоризообразователи выделяют ростовые вещества до внедрения в корень, усиливая его ветвление. Однако способность микоризообразующих грибов выделять вещества типа ауксинов в среду впервые показал Сланкис (1948—1958б).

Сланкис, изучая в 1948 г. действие грибов *Boletus variegatus*, *Cenococcium graniforme* и *Boletus luteus* на ветвление корней сеянцев сосны, выращиваемых в чистой культуре, установил, что грибы вызывают усиленное дихотомическое ветвление корней, а *Boletus granulatus* оказывал аналогичное действие при внесении лишь одной культуральной жидкости из-под гриба. Предполагая, что в данном случае усиленное ветвление корешков может быть вызвано стимуляторами роста, Сланкис (1949—1950) исследовал действие  $\beta$ -индолилуксусной,  $\beta$ -индолилпропионовой,  $\beta$ -индолилмасляной и  $\alpha$ -нафтилуксусной кислот на ветвление отделенных и связанных с надземной частью корней сосны. Оказалось, что внесенные в определенных концентрациях стимуляторы роста вызывали одинаковое действие с грибами-микоризообразователями, т. е. усиленное ветвление сосущих корешков сосны. Интенсивность вильчатого ветвления зависела не только от концентрации ауксинов, но и от длитель-



ного воздействия, корреляции между концентрацией, поверхностью корня и количеством коротких корешков.

На основании своих данных Сланкис (1951) предположил, что ветвление корешков при образовании микориз происходит за счет выделения микоризообразующими грибами вышеупомянутых веществ, а приток ауксинов к корням не только увеличивает адсорбирующую поверхность корней, но и повышает метаболизм корневых клеток. Интересно отметить, что Левизон (1960) наблюдала ветвление сосущих корешков у сосны в водной культуре и от добавления триптофана, причем степень и вид ветвления зависел от его концентрации в среде.

Ближе к сущности данного вопроса подошли ученые, работающие с эндотрофной микоризой орхидных. Бургефф (Burgeff, 1934), изучая прораствание семян орхидных из группы *Vanda*, наблюдал прораствание семян на убитой культуре гриба, выросшего на желатине. Он указывал, что в данном случае играют роль витамины или биос (пантотеновая кислота, биотин и некоторые аминокислоты), выделяемые грибами, так как редуцированные семена орхидей *Vanda* не содержат этих веществ.

Ноггл и Уайнд (Noggle a. Wynd, 1943) констатировали хорошее прораствание и развитие сеянцев орхидных при добавлении к питательной среде никотиновой кислоты.

Курсанов (1940) также в свое время предполагал возможное значение микоризообразующих грибов как поставщиков гормонов или биоса.

Считая вопрос о снабжении древесных растений при помощи грибов-микоризообразователей ростовыми веществами перспективным, мы предприняли ряд опытов, на основании которых пытались установить наличие витаминов и ростовых веществ в продуктах метаболизма грибов и определить их действие на развитие сеянцев сосны и дуба. В самом деле, грибы-микоризообразователи вызывают утолщение корешков, разраствание тканей корня и пр., что вполне отвечает явлениям, вызываемым ростовыми веществами.

Свои опыты мы начали с изучения действия продуктов метаболизма микоризообразующих грибов на прораствание семян и развитие однолетних сеянцев сосны и дуба. Для решения намеченных нами исследований были заложены опыты в песчаных культурах со средой Гельригеля в условиях вегетационного опыта (Шемаханова, 1957, 1958) с дубом и сосной. Грибы выращивались на среде Возняковской (1952). Когда мицелий достаточно развился в среде, жидкость отфильтровывалась и вносилась под семена и на семена в количестве 7,5 мл на 10 кг песка. В контроль добавлялась в том же количестве начальная среда того же состава. Под посевы дуба вносились культуральные жидкости из-под грибов *Scleroderma verrucosum*, *Cenococcium graniforme* и *Boletus subtomentosus*; под сосну — *Scleroderma*



Рис. 36. Действие культуральных жидкостей из-под микоризообразующих грибов на развитие корневой системы однолетних сеянцев сосны

а — контроль; б — *Scleroderma verrucosum*; в — *Cenococcum graniforme*; г — *Boletus bovinus*

*verrucosum*, *Cenococcum graniforme* и *Boletus bovinus*. В результате во всех вариантах отмечался лучший рост сеянцев в сосудах с внесенными в них культуральными жидкостями из-под грибов. Внесение культуральных жидкостей под семена сосны оказало благоприятное действие на всхожесть семян (табл. 26) и на развитие корневой системы сеянцев (табл. 27 и рис. 36).

Таблица 26

*Всхожесть семян сосны при внесении культуральной жидкости (в % к посеянным семенам)*

| Культура                         | 22.VI 1954 г. | 22.VII 1954 г. | 17.IX 1954 г. |
|----------------------------------|---------------|----------------|---------------|
| Контроль . . . . .               | 38,8          | 37,5           | 31,2          |
| <i>Cenococcum graniforme</i> .   | 51,3          | 53,5           | 43,7          |
| <i>Scleroderma verrucosum</i>    | 52,4          | 55,0           | 50,0          |
| <i>Boletus bovinus</i> . . . . . | 55,2          | 65,0           | 62,6          |

Всхожесть семян в контроле была намного меньше, чем в вариантах со внесенной жидкостью из-под грибов (табл. 26 и 28).

Аналогичные результаты были получены и при внесении культуральных жидкостей при выращивании дуба (табл. 29).

Таблица 27

Действие культуральной жидкости на развитие однолетних сеянцев сосны  
(среднее на растение)

| Культура                                      | Число нгл | Высота ство-<br>лика, см | Диаметр<br>стволика, мм | Объем<br>корневой<br>системы, см <sup>3</sup> | Сухой вес, мг |               |       | Общий<br>сухой вес |                      |
|-----------------------------------------------|-----------|--------------------------|-------------------------|-----------------------------------------------|---------------|---------------|-------|--------------------|----------------------|
|                                               |           |                          |                         |                                               | нгл           | ство-<br>лика | корня | мг                 | %<br>к конт-<br>ролю |
| Контроль . . . . .                            | 95,90     | 3,15                     | 1,410                   | 0,575                                         | 136,4         | 17,2          | 57,9  | 211,5              | 100                  |
| <i>Scleroderma verru-<br/>cosum</i> . . . . . | 96,70     | 3,40                     | 1,620                   | 0,685                                         | 133,0         | 20,0          | 65,4  | 218,4              | 100,5                |
| <i>Cenococcum grani-<br/>forme</i> . . . . .  | 103,00    | 3,97                     | 1,480                   | 0,600                                         | 152,0         | 25,3          | 69,3  | 246,6              | 117,2                |
| <i>Boletus bovinus</i> .                      | 87,90     | 3,06                     | 1,380                   | 0,900                                         | 123,2         | 15,2          | 88,4  | 226,8              | 107,0                |

Таблица 28

Действие фильтратов грибов на прораствание и развитие семян сосны

| Гриб                                    | 17-дневная культура                |                                              |                          | 33-дневная культура                |                                              |                            |
|-----------------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------------|--------------------------|------------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------|
|                                         | число про-<br>росших се-<br>мян, % | число семян<br>с длинным<br>проростком,<br>% | длина<br>проростка,<br>% | число про-<br>росших се-<br>мян, % | число семян<br>с длинным<br>проростком,<br>% | длина<br>проростка *,<br>% |
| Контроль . . . . .                      | 100                                | 100                                          | 100                      | 100                                | 100                                          | 100                        |
| <i>Boletus bovinus</i> . . . . .        | 113,2                              | 88,8                                         | 155,7                    | 118,4                              | 193,4                                        | 154,5                      |
| <i>Boletus subtomentosus</i> . . . . .  | 117,9                              | 99,3                                         | 82,0                     | 103,2                              | 236,2                                        | 138,4                      |
| <i>Cenococcum graniforme</i> . . . . .  | 123,5                              | 215,3                                        | 110,4                    | 124,0                              | 339,1                                        | 236,3                      |
| <i>Boletus luteus</i> . . . . .         | 125,5                              | 54,0                                         | 82,0                     | 97,9                               | 380,9                                        | 101,5                      |
| <i>Amanita rubescens</i> . . . . .      | 124,8                              | 45,0                                         | 140,9                    | 136,0                              | 218,9                                        | 172,7                      |
| <i>Boletus granulatus</i> . . . . .     | 110,3                              | 85,3                                         | 57,3                     | 111,2                              | 90,0                                         | 160,0                      |
| Культура из микоризы . . . . .          | 114,8                              | 56,4                                         | 82,0                     | 137,4                              | 315,6                                        | 212,1                      |
| <i>Scleroderma verrucosum</i> . . . . . | 103,0                              | 106,1                                        | 83,0                     | 93,0                               | 102,9                                        | 105,1                      |
| <i>Lycoperdon gemmatum</i> . . . . .    | 98,5                               | 78,3                                         | 45,0                     | 98,7                               | 170,8                                        | 84,4                       |
| <i>Phallus impudicus</i> . . . . .      | 98,1                               | 94,7                                         | 52,1                     | 100,0                              | 116,2                                        | 70,1                       |
| <i>Psalliota campestris</i> . . . . .   | 100                                | 98,7                                         | 66,4                     | 79,7                               | 300,0                                        | 107,0                      |

\* Длина проростка измерялась в см.

На развитие и рост сосны наиболее благоприятное воздействие оказали культуры *Cenococcum graniforme* и *Boletus bovinus*. У сеянцев дуба лучший рост наблюдался с *Boletus subtomentosus*, а развитие листвы и сухой вес корня со *Scleroderma verrucosum*.

*Действие культуральной жидкости на развитие однолетних сеянцев дуба  
(среднее на растение)*

| Культура                                      | Высота<br>стволика,<br>см | Число<br>листьев | Диаметр<br>корня, мм | Диаметр<br>стебля, мм | Длина<br>корня, см | Сухой вес, г  |              |       | Общий<br>сухой вес |                      |
|-----------------------------------------------|---------------------------|------------------|----------------------|-----------------------|--------------------|---------------|--------------|-------|--------------------|----------------------|
|                                               |                           |                  |                      |                       |                    | ство-<br>лика | листь-<br>ев | корня | г                  | % к<br>контро-<br>лю |
| Контр о л ь . . . . .                         | 22,9                      | 14,2             | 6,65                 | 5,67                  | 49,2               | 1,91          | 1,65         | 5,46  | 9,024              | 100                  |
| <i>Scleroderma verru-<br/>cosum</i> . . . . . | 23,9                      | 22,0             | 8,00                 | 5,53                  | 84,4               | 2,10          | 2,065        | 5,75  | 9,99               | 104,3                |
| <i>Cenococcum grani-<br/>forme</i> . . . . .  | 24,3                      | 15,5             | 6,85                 | 5,77                  | 42,7               | 2,096         | 1,89         | 5,73  | 9,73               | 106,0                |
| <i>Boletus subtomen-<br/>tosus</i> . . . . .  | 25,7                      | 19,3             | 6,63                 | 5,27                  | 58,0               | 1,81          | 1,73         | 5,30  | 8,84               | 112,0                |

Помимо исследования действия культуральной жидкости из-под грибов при посеве семян, было изучено действие их на интенсивность прорастания семян, причем в данном опыте были

Т а б л и ц а 30

*Действие метаболитов грибов на развитие двухлетних  
сеянцев сосны*

| Культура                                                    | Сухой вес, мг |                     |       |
|-------------------------------------------------------------|---------------|---------------------|-------|
|                                                             | игл           | стволика<br>и корни | общий |
| Контроль . . . . .                                          | 25            | 50                  | 75    |
| <i>Boletus luteus</i> . . . . .                             | 62            | 123                 | 185   |
| <i>Boletus bovinus</i> . . . . .                            | 56            | 147                 | 203   |
| <i>Amanita rubescens</i> . . . . .                          | 3             | 92                  | 95    |
| Культура, выделенная из микориз-<br>ных окончаний . . . . . | 55            | 119                 | 174   |

взяты для сравнения культуральные жидкости из-под грибов, не принадлежащих к микоризообразующим грибам *Phallus impudicus*, *Lycoperdon gemmatum* и *Psalliota campestris*. Эти исследования, как и все дальнейшие, проводились с семенами сосны.

Семена сосны, стерилизованные 1,5 часа в растворе 5%-ной хлорной извести, выдерживались в культуральных жидкостях в течение 3, 6, 12, 24 и 48 час., после чего проращивались в сте-

рильных условиях в водопроводной воде. Контроль выдерживался в среде того же состава, что применялась для культуры грибов.

Испытывались 17- и 33-дневные культуральные жидкости. Во время опыта подсчитывалось количество проросших семян и измерялась длина проростка, начиная с 4—5 мм. Результаты опыта показали, что наиболее эффективное действие наблюдалось при трехчасовой выдержке в культуральных жидкостях. Дальнейшее увеличение времени обработки в культуральных жидкостях 33-дневного возраста до 48 час. приводило к уменьшению процента проросших семян и длины проростка. При применении 17-дневной культуральной жидкости угнетающее действие было заметно лишь при выдержке семян в течение 6 и 12 час., в дальнейшем эффективное действие постепенно вновь возобновлялось.

Ориентируясь на данные, полученные при обработке семян в течение 3 час., как наиболее эффективные (табл. 28), можно заключить, что грибы, которые не являются микоризообразователями, как *Lycoperdon gemmatum*, *Phallus impudicus* и *Psalliota campestris*, не стимулируют прорастание семян. Грибы, указанные в литературе, как микоризообразователи — *Boletus bovinus*, *Boletus luteus*, *Boletus subtomentosus*, *Amanita rubescens*, *Cenococcium graniforme*, *Boletus granulatus*, а также культура, выделенная из микоризных корешков сосны, увеличивают число проросших семян и длину проростка. Увеличение процента проросших семян зависело от рода, вида и от возраста культуры гриба. Некоторые культуральные жидкости, например из-под грибов *Amanita rubescens*, *Boletus bovinus*, и культуры из микоризных корешков, увеличивали стимулирующее действие с возрастом культуры. Другие — из-под грибов *Boletus luteus*, *Boletus subtomentosus*, *Scleroderma verrucosum* с возрастом уменьшают процент прорастания семян, но увеличивают длину проростка. Двухнедельные культуры грибов *Cenococcium graniforme*, *Boletus bovinus* и *Amanita rubescens* не только увеличивают число проросших семян, но и длину проростка, а культуры грибов *Boletus luteus*, *Boletus subtomentosus*, *Scleroderma verrucosum* и культура из микоризных корешков — только количество проросших семян. Действие обработки фильтрами некоторых грибов сохраняется и в дальнейшем. Двухлетние сеянцы сосны, семена которых были обработаны при посеве в течение 3 час. 17-дневной культуральной жидкостью из-под грибов *Boletus luteus*, *Boletus bovinus*, *Amanita rubescens* и гриба, выделенного из микоризных окончаний, имели больший сухой вес сеянцев, чем контрольные (табл. 30).

Вследствие того что культуральные жидкости имели различный рН, а кислотность среды может влиять на прорастание семян, были поставлены опыты с культуральными жидкостями

одинаковой кислотности, равной рН 6,3. Полученные данные показали, что наблюдаемая стимуляция семян полностью зависит от продуктов метаболизма гриба (табл. 31).

Таблица 31

*Количество проросших семян сосны и длина проростков сосны, обработанных в течение 3 час. культуральной жидкостью из-под грибов, рН 6,3*

| Культура                               | 1.XI 1954 г.             | 11.XI 1954 г.            |                                       |                             |
|----------------------------------------|--------------------------|--------------------------|---------------------------------------|-----------------------------|
|                                        | Число проросших семян, % | Число проросших семян, % | Число семян с длинными проростками, % | Средняя длина проростка, см |
| Контроль . . . . .                     | 40,7                     | 73                       | 57                                    | 2,1                         |
| <i>Boletus bovinus</i> . . . . .       | 56,2                     | 91,9                     | 58                                    | 1,9                         |
| <i>Boletus subtomentosus</i> . . . . . | 63,2                     | 91,7                     | 58,7                                  | 2,04                        |
| <i>Boletus granulatus</i> . . . . .    | 48,8                     | 89,5                     | 47                                    | 2,44                        |

На основании имеющихся данных можно заключить, что продукты метаболизма микоризообразующих грибов стимулируют прорастание семян сосны и развитие сеянцев дуба и сосны. Действие одних культур резко специфично для дубовых или для сосновых сеянцев (табл. 27 и 29). Действие других одинаково для обеих пород. Грибы, не относящиеся к микоризообразующим, подобного действия не оказывали.

Последние годы показали, что витамины являются важными для организма факторами. Попадая в растение, эти соединения включаются в обмен веществ как его необходимые компоненты, полностью удовлетворяя потребности организма. Степень потребности в различных витаминах у растений неодинакова. Известно также, что растения не только тогда нуждаются в тех или иных витаминах, когда они неспособны их синтезировать, но и тогда, когда синтез их недостаточен. Дополнительное обогащение растений витаминами усиливает во многих случаях обмен веществ и ускоряет рост растения. Витамины влияют на рост корневой системы, надземной части и интенсификацию прорастания семян (Овчаров, 1953, 1955). Например, витамин Н (биотин) и пантотеновая кислота способствуют росту надземной части, витамин РР (никотиновая кислота) одинаково способствует как росту корневой системы, так и надземной части.

Предполагая, что действие, оказываемое филтратами культуральных жидкостей из-под микоризообразующих грибов, может зависеть от присутствия в них витаминов, мы определяли наличие в них витаминов группы В—В<sub>1</sub>, В<sub>6</sub>, РР, Н и пантотеновой кислоты (Шемаханова, 1957, 1958).



Витамины определялись микробиологическим методом при помощи дрожжей. В качестве индикаторных организмов применялись: *Saccharomycoides Ludwigii* на пиридоксин и пантотеновую кислоту, *Endomyces magnusii* на тиамин и биотин и *Fabospora fragilis* Kudryavzev (*Saccharomyces fragilis* L.) на никотиновую кислоту. Исследование проводилось на среде Ридера (Мейсель и Помощникова, 1952). Культуральные жидкости применялись двухнедельные и месячные. Грибы воспитывались в жидкой среде Мелина (Мелин и Нильсон, 1952), в которую вводился  $B_1$  в количестве 100 мкг на 1 л. Перед анализом культуральных жидкостей были сделаны от двух до трех пересевов грибов на этой среде. Культуральные жидкости вносились отфильтрованными через стерильный фильтр Зейтца. Количество среды на колбочку давалось из расчета, чтобы при добавлении исследуемого фильтрата гриба или витамина оно равнялось 10 мл. Витамины и фильтраты грибов вносились после стерилизации. Заражение проводилось водной суспензией двухдневной культуры соответственных дрожжевых микроорганизмов. К каждому опыту ставилось три контроля. Первый контроль — среда Ридера со всеми витаминами. Второй контроль — среда Ридера без витамина, наличие которого определялось (индикатор чистоты опыта). Третьим контролем, поскольку внесение питательных солей и глюкозы с фильтратом могло отразиться на приросте дрожжей, была среда Ридера с добавлением среды Мелина в тех же количествах, что и фильтрат. Ввиду того что третий контроль при внесении его в больших количествах (2—3 мл) действовал на рост дрожжей, все таблицы, приведенные нами, даны за вычетом этого контроля, вес которого равнялся в зависимости от опыта 1,4—1,9 мг. Опыт проводился в колбочках Эрленмейера емкостью 50 мл. О наличии витаминов судили по весу развившихся дрожжей. В результате проведенных испытаний (табл. 32) видно, что грибы-микоризообразователи пиридоксина в основном не образуют. *Boletus luteus* и *Boletus scaber* не синтезируют  $B_1$ , но образуют биотин, пантотеновую и никотиновую кислоты. Пантотеновую кислоту синтезируют также *Boletus bovinus*, *Paxillus involutus*, *Cenococcum graniforme*, *Lepiota procera* и гриб, выделенный из микоризных окончаний (табл. 33). Выделение пантотеновой кислоты *Boletus subtomentosus* и *Boletus edulis* незначительно и лежит на грани ошибки. Из табл. 33 также следует, что грибы-микоризообразователи могут синтезировать набор витаминов. Например, помимо *Boletus luteus* и *Boletus scaber*, пантотеновую кислоту, биотин и никотиновую кислоту выделяет и *Boletus bovinus*. *Boletus edulis* образует никотиновую кислоту и биотин, *Paxillus involutus* — биотин и пантотеновую кислоту. В то же время некоторые грибы выделяли лишь один витамин. Например, *Amanita pantherina* образовала один  $B_6$ , *Amanita muscaria* и *Boletus luridus* —

Образование грибами-микоризообразователями витаминов

| Гриб                         | Возраст культуральной жидкости, дни | Количество внесенного фильтрата, мл | Вес дрожжей, мг          |                          |            |                      |                              |
|------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------|--------------------------|------------|----------------------|------------------------------|
|                              |                                     |                                     | тиамин (B <sub>1</sub> ) | никотиновая кислота (PP) | биотин (H) | пантотеновая кислота | пиридоксин (B <sub>6</sub> ) |
| Boletus luteus . . . . .     | 14                                  | 2                                   | 1,13                     | 4,55                     | 14,5       | 7,65                 | —                            |
| Boletus scaber . . . . .     | 38                                  | 2                                   | 1,68                     | 13,65                    | 9,3        | 7,1                  | —                            |
| Boletus bovinus . . . . .    | 30                                  | 2                                   | —                        | 3,20                     | 8,1        | 8,7                  | —                            |
| Boletus luridus . . . . .    | 30                                  | 2                                   | —                        | 0                        | 3,9        | 0                    | 0                            |
| Boletus edulis . . . . .     | 30                                  | 2                                   | —                        | 11,3                     | 12,4       | 0,3                  | 0,1                          |
| Paxillus involutus . . . . . | 30                                  | 2                                   | —                        | 1,4                      | 9,5        | 4,5                  | 1,0                          |
| Amanita muscaria . . . . .   | 30                                  | 2                                   | —                        | 0                        | 24,5       | 0                    | 0                            |
| Amanita pantherina . . . . . | 30                                  | 2                                   | —                        | 0                        | 0          | 0                    | 35,7                         |
| Lepiota procera . . . . .    | 30                                  | 2                                   | —                        | 1,2                      | 2,2        | 6,3                  | 0                            |
| Phallus impudicus . . . . .  | 30                                  | 1                                   | —                        | 2,5                      | 0,2        | 0                    | 0                            |
| Cenococcum graniforme        | 14                                  | 2                                   | —                        | —                        | —          | 3,22                 | 0                            |
| Boletus subtomentosus        | 14                                  | 2                                   | —                        | —                        | —          | 1,30                 | —                            |

Таблица 33

Сравнительная интенсивность образования витаминов микоризообразующими грибами

| Гриб                                               | Вес дрожжей в мг на 1 мг сухого веса мицелия |                           |                           |                           |
|----------------------------------------------------|----------------------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
|                                                    | пантотеновая кислота                         |                           | никотиновая кислота       | биотин                    |
|                                                    | 14-дневная культура гриба                    | 30-дневная культура гриба | 30-дневная культура гриба | 30-дневная культура гриба |
| Boletus luteus . . . . .                           | 4,210                                        | 10,0                      | —                         | 26,5                      |
| Boletus bovinus . . . . .                          | 2,670                                        | 3,91                      | 1,2                       | 3,44                      |
| Boletus subtomentosus . . . . .                    | 0,830                                        | —                         | —                         | —                         |
| Boletus edulis . . . . .                           | —                                            | 0,75                      | 28,25                     | 31,00                     |
| Boletus luridus . . . . .                          | —                                            | 0,00                      | 0,00                      | 1,50                      |
| Paxillus involutus . . . . .                       | —                                            | 2,25                      | 0,70                      | 4,75                      |
| Amanita muscaria . . . . .                         | —                                            | 0,00                      | 0,00                      | 13,61                     |
| Amanita pantherina . . . . .                       | —                                            | 0,00                      | 0,00                      | 0,00                      |
| Cenococcum graniforme . . . . .                    | 1,360                                        | —                         | —                         | —                         |
| Гриб, выделенный из микоризных окончаний . . . . . | 1,940                                        | —                         | —                         | —                         |
| Lepiota procera . . . . .                          | —                                            | 1,75                      | 0,30                      | 0,55                      |
| Phallus impudicus . . . . .                        | —                                            | 0,00                      | 3,10                      | 0,12                      |

только биотин. Поскольку в опытах были взяты культуры одного возраста и был определен сухой вес грибницы, выращенной в одинаковых объемах среды, мы пересчитали вес дрожжей, полученный от внесенных фильтратов различных грибов на 1 мг сухого веса мицелия, и получили сравнительную интенсивность образования витаминов различными грибами (табл. 32 и 33). Как видно, активность синтеза различных витаминов у микоризообразующих грибов неодинакова. *Boletus luteus*, *Paxillus involutus* и *Amanita muscaria* выделяли в увеличенных количествах биотин. *Boletus edulis* активно образовывал и никотиновую кислоту и биотин (табл. 33). *Boletus scaber* выделял в большем количестве никотиновую кислоту (табл. 32). Однако все микоризообразующие грибы, за исключением *Amanita pantherina*, синтезировали биотин.

Одновременно на тех же фильтратах при помощи микробиологического метода проводилось количественное определение биотина, пантотеновой и никотиновой кислот у наиболее распространенных микоризообразователей сосны *Boletus bovinus* и *Boletus luteus* и для сравнения у одного немикоризообразующего гриба *Phallus impudicus*. Возраст культур 30 дней. Для каждого нового опыта строилась своя стандартная кривая. Согласно работам Мейселя и Помощниковой (1952) и Шавловского (1954а, 1954б), определение биотина проводилось в пределах 0,01—0,125 мкг/мл, никотиновой кислоты в пределах 0,003—0,12, пантотеновой в пределах 0,001—0,008 мкг/мл. Результаты определений, пересчитанные нами на 1 г сухого веса мицелия, представлены в табл. 34, из которой видно, что гриб *Boletus luteus*

Таблица 34

Количество витаминов, выделяемых грибами-симбионтами

| Вариант                            | Среднее количество витаминов, мкг<br>на 1 г сухого веса мицелия |                        |        |                           |                       |
|------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|------------------------|--------|---------------------------|-----------------------|
|                                    | пантотеновая<br>кислота                                         | никотиновая<br>кислота | биотин | пиридоксин B <sub>6</sub> | тиамин B <sub>1</sub> |
| <i>Boletus luteus</i> . . . . .    | 79,2                                                            | 22,4                   | 0,207  | 0                         | 0                     |
| <i>Boletus bovinus</i> . . . . .   | 12,7                                                            | 11,9                   | 0,017  | 0                         | —                     |
| <i>Phallus impudicus</i> . . . . . | 0                                                               | 2,9                    | 0      | 0                         | —                     |

образует пантотеновую и никотиновую кислоты и биотин в больших количествах, чем *Boletus bovinus*. Что касается немикоризообразующего гриба *Phallus impudicus*, то последний образовал только никотиновую кислоту, и то в незначительных количествах. На основании всего сказанного выше мы считаем, что для

определения наличия витаминов желательно вносить довольно большие количества культуральных жидкостей (от 1 до 3 мл). При количественном же определении, поскольку индикаторные организмы реагируют на изменения количеств витаминов в определенных, очень узких пределах, верхняя граница концентраций которых невысока, культуральные жидкости следует вносить не более 0,05—0,5 мл на 10 мл среды. В противном случае можно получить ошибку в определении в десятикратном раз-  
мере.

Не ограничиваясь определением наличия витаминов в культуральных жидкостях микоризообразующих грибов при помощи дрожжей, нами был проведен ряд опытов по определению потребности в витаминах микоризообразующих и немикоризообразующих грибов при развитии их в питательных средах.

Вопросу о роли витаминов в питании грибов из порядка *Hymenomycetales* посвящена довольно большая литература. Потребность в витаминах исследовалась у грибов, принадлежащих к дереворазрушающим, микоризообразующим и разрушающим подстилку сапрофитам. Во всех работах в основном изучалась гетеротрофность к витамину В<sub>1</sub>, затем биотину и частично к пантотеновой и никотиновой кислотам и инозиту. Лишь в работе Возняковской (1952) затронуто действие других витаминов группы В — пиридоксина, рибофлавина, пара-аминобензойной и фолиевой кислот, однако автор не подкрепила свои данные цифровым материалом.

В результате основным витамином, к которому гетеротрофны в той или иной степени грибы из порядка *Hymenomycetales*, являлся тиамин. На это указывают для дереворазрушающих грибов Роббинс и Хервей (Robbins a. Hervey, 1955), Мэтью (Mathew, 1953), Роббинс (Robbins, 1950), Нокер (Noecker, 1936), Нокер и Рид (Noecker a. Reed, 1943) и Фриз (1938, 1950).

Аналогичные данные для грибов-разрушителей подстилки (видов *Marasmius*) были получены Линдебергом (1939а, 1941), а для микоризообразующих грибов — Мелином и Линдебергом (1939), Мелином и Ниманом (1940, 1941), Мелином и Норкранс (1942), Мелином (1953а) и Возняковской (1952). По данным Мелина (1953), тиамин оказывает положительное действие на развитие *Lactarius deliciosus*, *Boletus granulatus*, *Boletus piperatus*, *Boletus viscidus*, *Boletus elegans*, *Cenococcum graniforme*, *Clitopilus prunulus*, *Tricholoma imbricatum*, *Tricholoma pessundatum* и *Rhizopogon roseolus*, а грибы *Boletus luteus* и *Boletus variegatus* принадлежат к абсолютным гетеротрофам по отношению к тиамину. Поскольку почти все перечисленные группы грибов в той или иной степени нуждаются в тиамине, часто исследовалась потребность к составляющим тиамин — тиазолу и пиримидину. В результате для дереворазрушающих грибов установлена необходимость в пиридоксине и пиридоксине + тиазоле, но не в тиа-

золе. Виды *Tricholoma* более гетеротрофны к пиримидину, а *Cortinarius* — к тиазолу (Норкранс, 1950). *Boletus granulatus* и другие микоризообразующие грибы (Мелин, 1954) гетеротрофны к обоим компонентам  $B_1$ .

Что касается биотина, то, по данным Фриза (1938, 1943б), до сих пор только грибы из класса *Ascomycetes* указаны как нуждающиеся в биотине. Роббинс (1950) отмечает, что из дереворазрушающих грибов лишь некоторые гетеротрофны к биотину. Фриз (1938 и 1950), суммируя свои данные для дереворазрушающих грибов, пишет, что основную роль для их развития играет тиамин, а биотин и инозит — второстепенную. Из 21 исследованных Фризом (1950) базидномицетов и четырех аскомицетов биотин способствовал росту только *Spathularia flavida* и *Lachnum pigmaceum*. Из грибов, разрушающих подстилку (Линдеберг, 1939а, 1941, 1946б), лишь некоторые виды *Marasmius* и *Collybia dryophila* для развития в питательных средах нуждаются в совместном внесении биотина и тиамина. Что касается грибов-микоризообразователей, то биотин оказывал стимулирующее действие только на *Boletus piperatus* и *Cenococcum graniforme* (Мелин и Ниман, 1940, 1941). Добавление биотина в питательные среды на рост других исследованных микоризообразующих грибов *Lactarius deliciosus*, *Boletus granulatus*, *Boletus elegans*, *Boletus viscidus*, *Clitopilus prunulus*, *Rhizopogon roseolus*, *Tricholoma imbricatum* и *Tricholoma pessundatum* влияния не оказало (Мелин, 1953а). Однако совместное внесение биотина с тиамином улучшало развитие гриба *Rhizopogon roseolus*. Действие инозита испытывалось на грибе *Lactarius deliciosus*, однако стимулирующего эффекта не наблюдалось. Из других грибов-микоризообразователей Норкранс (1950) указывала на частичную гетеротрофность *Tricholoma imbricatum* к пантотеновой кислоте и *Lactarius deliciosus* (Мелин, 1953а) к никотиновой кислоте. Возняковская, исследуя действие витаминов на развитие *Boletus luteus*, *Boletus subtomentosus*, *Boletus luridus* и трех микоризообразующих грибов, выделенных из микоризных окончаний дуба, пришла к выводу, что для них необходим лишь тиамин, причем более гетеротрофен к нему *Boletus subtomentosus*. Что касается других витаминов — пантотеновой и никотиновой кислот, пиридоксина, рибофлавина, пара-аминобензойной и фолиевой кислот, то Возняковская предполагала, что указанные грибы могут их синтезировать сами. Однако, как мы уже указывали, данные, полученные Возняковской, основаны на визуальных наблюдениях и не связаны с накоплением сухой массы мицелия.

В основном все цитированные ученые определяли потребность в витаминах добавлением к среде необходимого компонента. Возняковская пользовалась методом исключения определяемого витамина из набора исследуемых ею витаминов. Первый метод нам кажется более правильным, так как мы видели.

что некоторые витамины могут оказывать действие при совместном внесении, в то время как поодиночке положительного результата не наблюдается (например, одновременное внесение биотина и тиамина для *Rhizopogon roseolus*).

В наших опытах были применены оба указанных способа. Витамины добавлялись после стерилизации. Грибы вносились в виде кусочков грибницы примерно одного размера, воспитанной на среде Мелина того же состава и pH, но без витаминов. Критерием развития и роста гриба служил сухой вес мицелия. Полученные данные показали, что в основном грибы-микоризообразователи *Boletus bovinus*, *Boletus luteus*, *Boletus subtomentosus* и немикоризообразователи *Phallus impudicus* и *Lycoperdon gemmatum* в той или иной степени гетеротрофны только к витамину B<sub>1</sub>. Дальнейшими нашими наблюдениями установлено, что особенно гетеротрофен к витамину B<sub>1</sub> *Boletus luteus*, вырастить который в жидких культурах без внесения этого витамина почти невозможно. В других витаминах, за исключением пиридоксина для *Boletus luteus*, грибы-микоризообразователи *Boletus bovinus*, *B. subtomentosus*, *B. luridus*, *B. edulis*, *Amanita muscaria*, *Amanita pantherina*, *Lepiota procera* и *Amanita* sp. потребности не испытывали. *Boletus luteus*, *B. bovinus* и *B. subtomentosus* не нуждаются в биотине, пантотеновой и никотиновой кислотах, так как образуют ее сами. Развитие *Lycoperdon gemmatum* требует наличия всех перечисленных витаминов. Росту *Phallus impudicus*, кроме B<sub>1</sub>, способствуют в известной степени никотиновая кислота, биотин и инозит, хотя гриб указанных витаминов не образует. Для установления более точного отношения грибов к витаминам необходимо исследовать не только способность гриба их образовывать, но и его потребность в них. Например, *Phallus impudicus* некоторые витамины не образует, но в них и не нуждается.

По наблюдениям, полученным Возняковской (1952), отсутствие витаминов, кроме витамина B<sub>1</sub>, также не отражается на росте грибов *Boletus luteus*, *B. luridus* и *B. subtomentosus*.

Помимо определения гетеротрофности некоторых исследуемых грибов к тиамину, нами было проверено их отношение и к его составляющим. Полученные результаты показывают (табл. 35), что исследуемые грибы гетеротрофны и к тиазолу и к пиримидину, причем *Boletus bovinus* и *Phallus impudicus* больше необходим тиазол, а *Boletus luteus* и *B. subtomentosus* больше нуждаются в пиримидине.

Вопрос о необходимости для древесных сеянцев добавочного введения витаминов извне решался путем воздействия витаминами на прорастание семян и развитие сеянцев сосны. Хотя запас собственных витаминов во многих семенах значителен, не исключена возможность повышения продуктивности растений при помощи витаминной подкормки. Экспериментальные рабо-



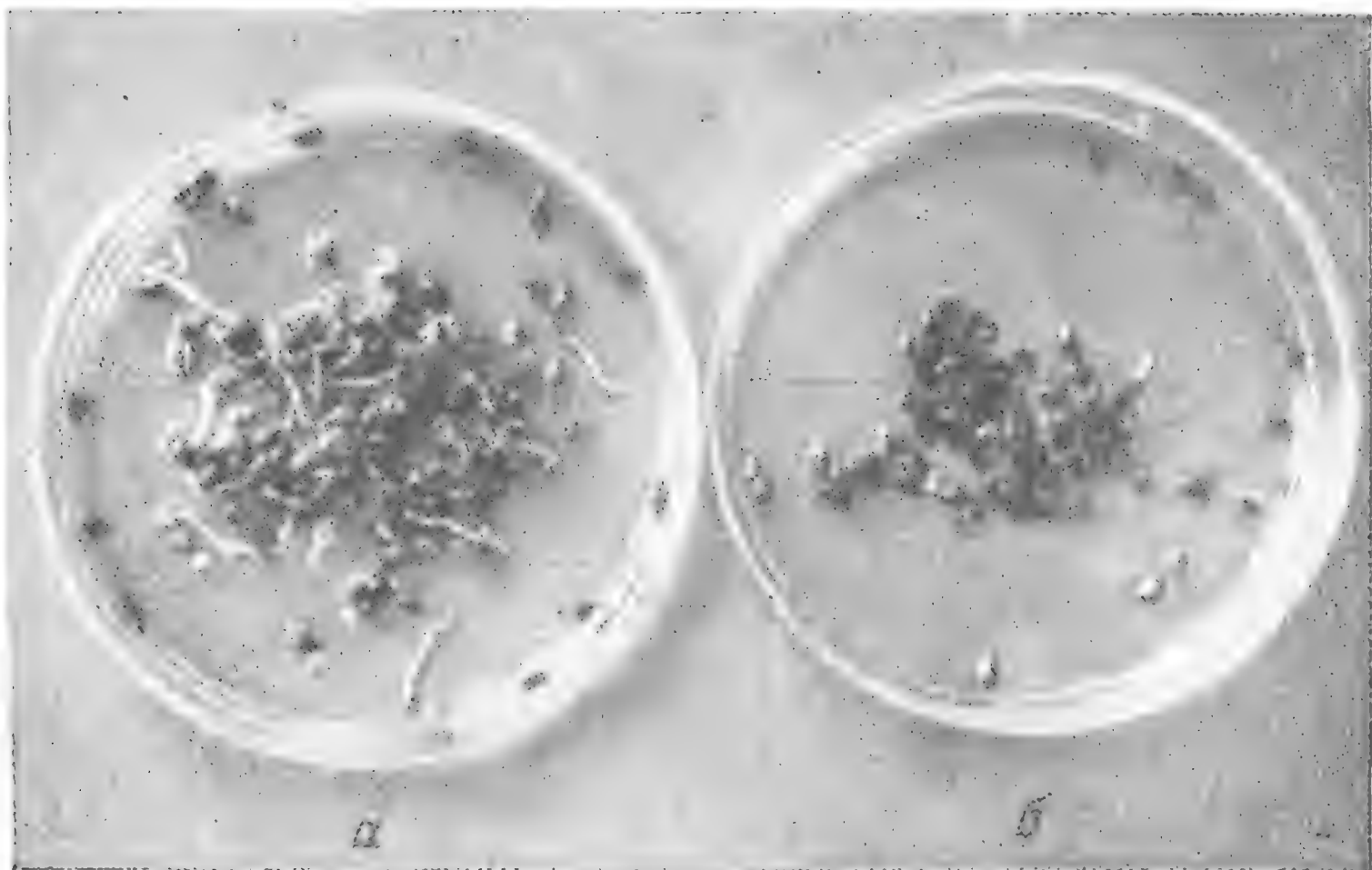
ты о влиянии витаминов В<sub>1</sub>, РР и С на семена других растений дали положительные результаты. При обработке никотиновой кислотой вследствие усиления активности ферментов в семенах увеличивалось содержание сахаров и небелковых форм азота (Овчаров, 1955).

Т а б л и ц а    35

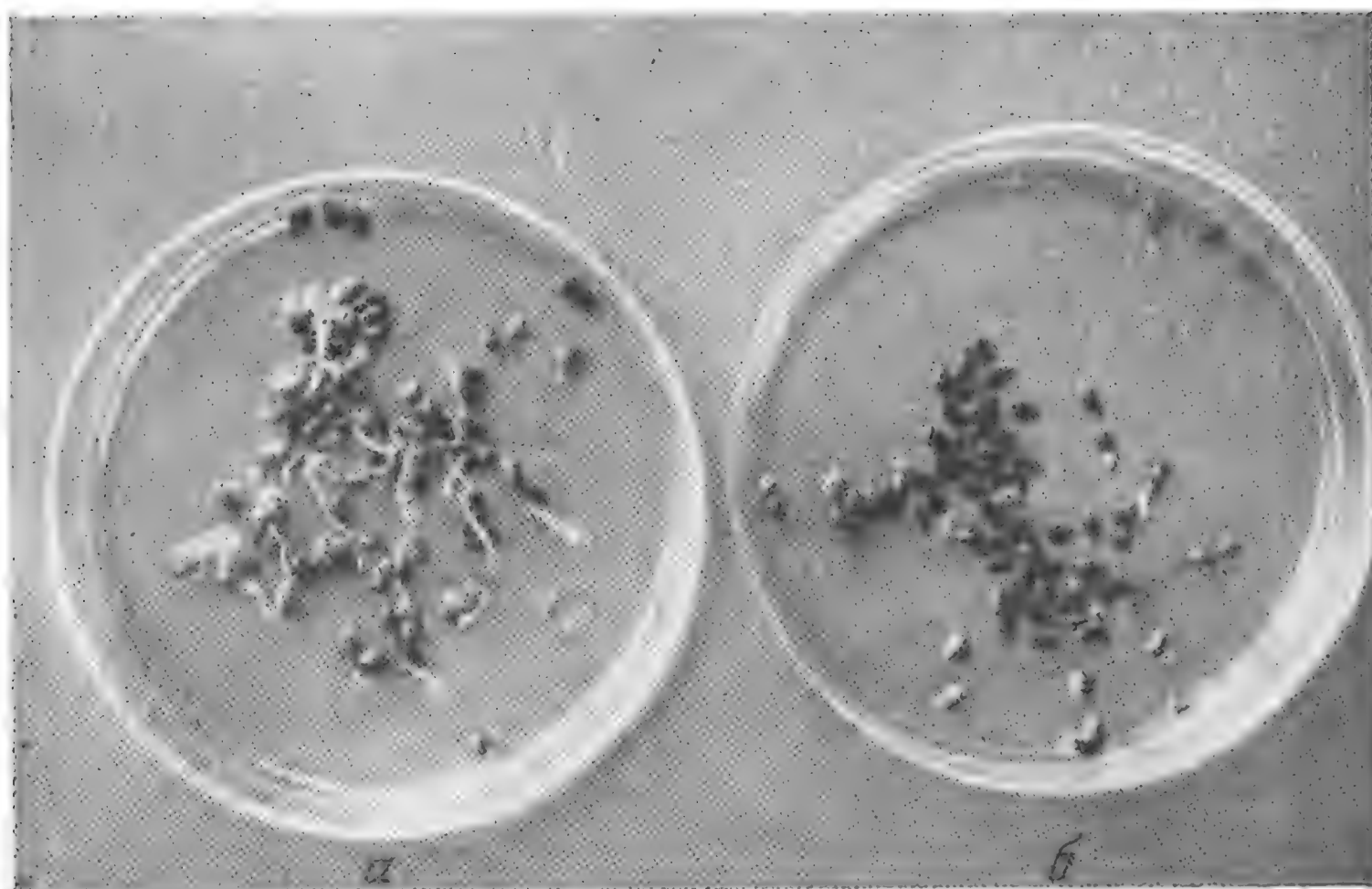
*Действие тиамина и его составляющих на рост и развитие гименомицетов  
(среднее на растение)*

| Вариант                          | Содержание<br>витамина,<br>мкг/10 мл<br>среды | Вес мицелия, мг      |                   |                    |                               |                               |
|----------------------------------|-----------------------------------------------|----------------------|-------------------|--------------------|-------------------------------|-------------------------------|
|                                  |                                               | Phallus<br>impudicus | Boletus<br>luteus | Buletus<br>bovinus | Boletus<br>subto-<br>mentosus | Lycoper-<br>don gem-<br>matum |
| Контроль без витаминов . . . . . | 0                                             | 12,6                 | 9,7               | 23,8               | 11,2                          | 4,4                           |
| Набор витаминов . . . . .        | —                                             | 23,4                 | 15,6              | 49,4               | 19,0                          | —                             |
| Тиамин . . . . .                 | 10                                            | 26,0                 | 15,3              | 54,7               | 15,3                          | 9,2                           |
| Тиазол . . . . .                 | 10                                            | 22,2                 | 11,8              | 43,1               | 11,8                          | 25,0                          |
| Пиримидин . . . . .              | 10                                            | 16,0                 | 16,2              | 32,4               | 16,2                          | 15,8                          |
| Тиазол + пиримидин . . . . .     | 10+10                                         | 26,3                 | 12,2              | 47,5               | 12,2                          | —                             |

Опыты проводились (Шемаханова, 1957) с семенами сосны, обработанными растворами никотиновой кислоты, пантотеновой кислоты, биотина, анейрина, пиридоксина и инозита. Семена сосны предварительно стерилизовались в течение 1,5 час. в растворе 5%-ной хлорной извести. Часть простерилизованных семян помещалась на 3 часа, другая часть — на все время опыта в растворы витаминов различных концентраций, после чего они проращивались в стерильных условиях. Контрольные семена обрабатывались те же сроки дистиллированной водой. Результаты сведены в табл. 36, 37, 38, 39 и на рис. 37 и 38, на основании которых можно заключить, что семена сосны нуждаются в добавочном витаминном питании. Обработка семян сосны растворами витаминов (пантотеновой, никотиновой кислот, пиридоксина, тиамина, биотина и инозита) различных концентраций интенсифицировала прорастание семян и увеличивала длину их проростка. Отмечается лучшее действие тиамина, биотина и никотиновой кислоты. Минимальное количество, вызывающее хорошее стимулирующее действие на прорастание семян сосны для витаминов РР, В<sub>6</sub>, В<sub>1</sub>, инозита и пантотеновой кислоты, лежит около 5 мкг, а для биотина около 0,025 мкг на 10 мл среды. Те же явления, т. е. увеличение количества проросших семян сосны, вызывает и применение культуральных жидкостей из-под микоризообразующих грибов (табл. 26). Например, всхожесть семян по отношению к контролю при обработке культуральной жидкостью из-под гриба *Boletus bovinus* увеличивается в два раза.



**Рис. 37. Действие пантотеновой кислоты на проращание семян сосны**  
**а — пантотеновая кислота 50 мкг/10 мл; б — контроль**



**Рис. 38. Действие никотиновой кислоты на проращание семян сосны**  
**а — никотиновая кислота 100 мкг/10 мл; б — контроль**

## Действие витаминов на прораствание семян сосны

| Концентрация,<br>мкг/10 мл                        | Пантотеновая кислота           |                                                  |                           | Никотиновая кислота            |                                                  |                           |
|---------------------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------------------------|---------------------------|--------------------------------|--------------------------------------------------|---------------------------|
|                                                   | число<br>проросших<br>семян, % | число<br>семян с<br>длиным<br>пророст-<br>ком, % | длина<br>проростка,<br>см | число<br>проросших<br>семян, % | число<br>семян с<br>длиным<br>пророст-<br>ком, % | длина<br>проростка,<br>см |
| 100                                               | 41,5                           | 0                                                | 0                         | 93,8                           | 14,7                                             | 1,28                      |
| 50                                                | 72,4                           | 19,50                                            | 1,07                      | 75,9                           | 10,6                                             | 1,20                      |
| 20                                                | 77,0                           | 2,20                                             | 0,90                      | 75,0                           | 1,58                                             | 1,60                      |
| 10                                                | 61,7                           | 1,03                                             | 0,76                      | 79,7                           | —                                                | 0                         |
| 5                                                 | 78,3                           | 3,95                                             | 1,40                      | —                              | —                                                | —                         |
| 1                                                 | 45,7                           | 0                                                | 0                         | —                              | —                                                | —                         |
| Контроль (обработано ди-<br>стиллированной водой) | 54,5                           | 0                                                | 0                         | 54,5                           | 0                                                | 0                         |

Таблица 37

## Действие витаминов на прораствание семян сосны

| Концентрация,<br>мкг/10 мл                        | Тиамин                         |                                                  |                           | Пиридоксин                     |                                                  |                           |
|---------------------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------------------------|---------------------------|--------------------------------|--------------------------------------------------|---------------------------|
|                                                   | число<br>проросших<br>семян, % | число<br>семян с<br>длиным<br>пророст-<br>ком, % | длина<br>проростка,<br>см | число<br>проросших<br>семян, % | число<br>семян с<br>длиным<br>пророст-<br>ком, % | длина<br>проростка,<br>см |
| 100                                               | 71,0                           | 9,26                                             | 1,34                      | 89,3                           | 10,0                                             | 0,909                     |
| 50                                                | 79,2                           | 16,50                                            | 1,12                      | 80,8                           | 23,7                                             | 1,25                      |
| 20                                                | 85,2                           | 15,45                                            | 1,52                      | 80,0                           | 21,1                                             | 1,30                      |
| 10                                                | 74,7                           | 17,40                                            | 1,56                      | 69,8                           | 19,4                                             | 1,09                      |
| 5                                                 | 83,6                           | 18,50                                            | 1,27                      | 78,2                           | 12,9                                             | 1,39                      |
| Контроль (обработано ди-<br>стиллированной водой) | 63,0                           | 8,90                                             | 1,07                      | 63,0                           | 8,90                                             | 1,07                      |

Количество витаминов, выделяемое грибами-микоризообразователями, вполне достаточно, чтобы стимулировать прораствание семян сосны. В табл. 40 приведено количество витаминов, содержащихся в 10 мл фильтрата культуральной жидкости из-под грибов-микоризообразователей, а в табл. 41 — действие того же количества витаминов на прораствание семян сосны. Как видно, всхожесть семян даже от такого небольшого количества может увеличиться до 24,9%.

Таблица 38

## Действие витаминов на прораствание семян сосны

| Концентрация,<br>мкг/10 мл                   | Биотин                   |                                     |                     |
|----------------------------------------------|--------------------------|-------------------------------------|---------------------|
|                                              | число проросших семян, % | число семян с длинным проростком, % | длина проростка, см |
| 0,005                                        | 81,6                     | 13,7                                | 1,22                |
| 0,025                                        | 87,0                     | 16,8                                | 1,29                |
| 0,05                                         | 84,0                     | 25,2                                | 1,16                |
| 0,125                                        | 88,3                     | 20,0                                | 1,57                |
| 0,25                                         | 89,0                     | 12,1                                | 1,17                |
| Контроль (обработано дистиллированной водой) | 63,0                     | 8,9                                 | 1,07                |

Таблица 39

## Действие витаминов на прораствание семян сосны

| Концентрация,<br>мкг/10 мл                   | Инозит                   |                                     |                     |
|----------------------------------------------|--------------------------|-------------------------------------|---------------------|
|                                              | число проросших семян, % | число семян с длинным проростком, % | длина проростка, см |
| 100                                          | 69,0                     | 15,5                                | 1,02                |
| 50                                           | 89,0                     | 21,9                                | 1,31                |
| 20                                           | 82,0                     | 25,0                                | 0,96                |
| 10                                           | 79,3                     | 23,9                                | 0,96                |
| 5                                            | 86,5                     | 21,4                                | 1,33                |
| Контроль (обработано дистиллированной водой) | 63,0                     | 8,9                                 | 1,07                |

Таблица 40

## Содержание витаминов в культуральной жидкости из-под грибов-микоризообразователей

| Гриб                             | Пантотеновая кислота, мкг/10 мл | Никотиновая кислота, мкг/10 мл | Биотин, мкг/10 мл |
|----------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|-------------------|
| <i>Boletus bovinus</i> . . . . . | 0,15                            | 0,09                           | 0,0014            |
| <i>Boletus luteus</i> . . . . .  | 0,57                            | 0,15                           | 0,0002            |

Действие витаминов при внесении их в момент посева семян и особенно в процессе роста представляло особенный интерес. Опыт проводился в вегетационных условиях, в песчаной культуре, на среде Гельригеля при 80% влажности от полной влагоемкости песка. Посев осуществлялся стерилизованными и пророщенными на голодном агаре семенами сосны. Никотиновая кислота вносилась в количестве 40, 1000 и 2000 мк, пантотеновая

Т а б л и ц а 41

*Действие малых доз витаминов на прорастание семян сосны*

| Вариант                 | Содержание<br>витамина,<br>мкг/10 мл | Число про-<br>росших семян<br>сосны, % |
|-------------------------|--------------------------------------|----------------------------------------|
| Контроль . . . . .      | 1                                    | 75,4                                   |
| Никотиновая кислота . . | 0,1                                  | 94,0                                   |
| Биотин . . . . .        | 0,0002                               | 81,6                                   |

кислота — в количестве 100, 200 и 400 и биотин в количестве 0,1 и 2,5 мкг на 300 г песка. Витамины были внесены в два срока.

Измерение растений и определение сухого веса по окончании опыта показали, что подкормка витаминами улучшала развитие сеянцев (рис. 39). Корни в вариантах с витаминами хорошо ветвятся (рис. 40) и образуют больше сосущих корешков по сравнению с контрольными. Главный корень у контрольных растений более длинный, но ветвление и сосущие корешки на нем почти отсутствуют. У растений, выращенных с добавлением витаминов, лучше развиты также стволики (диаметр и высота). Отмеченный выше эффект зависел от внесенного витамина и от его количества.

Пантотеновая и никотиновая кислоты оказывали лучший эффект на развитие сеянцев при добавлении 400, а биотин 2,5 мкг на колбу. Эффективной дозой для развития сосущих корешков можно считать 200 мкг для пантотеновой кислоты, 400 для никотиновой и 0,1 мкг для биотина. Из рис. 39 также следует, что сеянцы сосны (особенно поглощающей части корневой системы) для лучшего роста и развития нуждаются в добавочном внесении витаминов, причем в основном биотина.

Дихотомического и коралловидного ветвления сосущих корешков ни в одном варианте нами не наблюдалось.

Интересно было испытать также действие обнаруженных в культуральных жидкостях грибов, витаминов на ветвление и рост корневой системы сосны и сравнить его с действием чистых культур и продуктов метаболизма как микоризообразующих, так и немикоризообразующих грибов. Опыты проводились с чистой культурой изолированных корней сосны *Pinus silvestris* (Шемаханова, 1958) (Приложение 3).

Выращивание корней производилось в среде Сланкиса. В среду подсаживались корни от 20 до 50 мм длиной, полученные от проросших на 1%-ном голодном агаре (агаризованная водопроводная вода), стерилизованных семян сосны. Наиболее обильное корнеобразование происходило при длине корней 25—

35 мм. При посадке корней длиной меньше 20—25 мм корнеобразование почти не наблюдалось. Корни отбирали одинакового размера. Количество высаженных в каждую колбу корней равнялось 10—15. Витамины вносились через четыре дня после высева корней и проверки стерильности опыта. Корни в это время никаких признаков ветвления не обнаруживали.

Наблюдение за динамикой развития корней показало, что корнеобразование начиналось раньше в вариантах с внесенными витаминами, в которых появление первых корешков наблюдалось уже на 11-е сутки после их добавления. В контрольных колбах ветвление в это время еще не начиналось. Последующая динамика корнеобразования у этих вариантов представлена в табл. 42, из которой видно, что внесение витаминов в некоторых случаях значи-

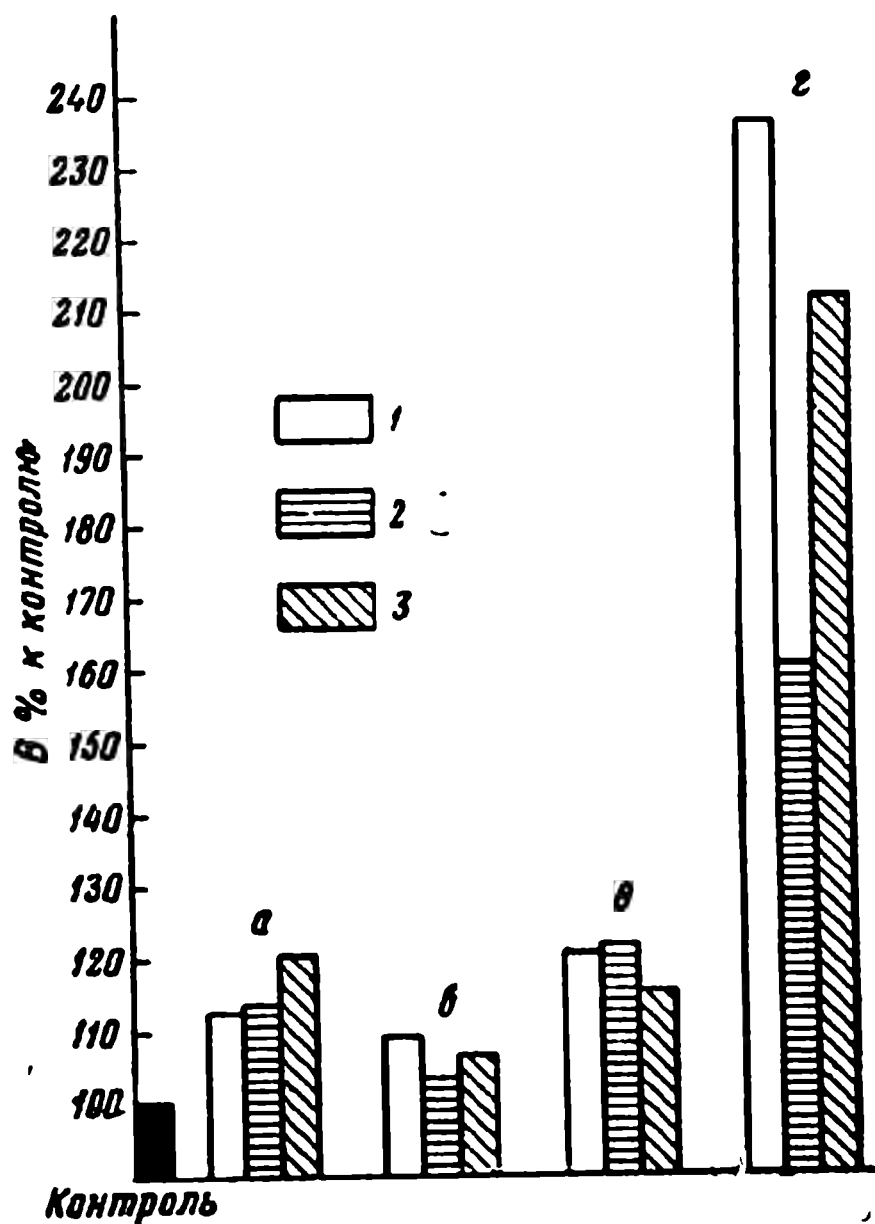


Рис. 39. Действие витаминов на развитие однолетних сеянцев сосны

а — высота сеянцев, см; б — общий сухой вес, г; в — сухой вес корней, г; г — число сосущих корней; 1 — биотин 0,1 мкг; 2 — никотиновая кислота 400 мкг; 3 — пантотеновая кислота 200 мкг

тельно стимулирует развитие корнеобразования. Лучшие результаты показали биотин и никотиновая кислота. Дихотомического ветвления или утолщения корешков, характерного для микориз от прибавления витаминов в вышеуказанных дозах, не наблюдалось. В дальнейшем нас заинтересовал вопрос, могут ли витамины — биотин, пантотеновая и никотиновая кислоты — вызывать вильчатое ветвление корешков сосны. Для этого изолированные корни сосны воспитывались в течение двух месяцев с прибавлением биотина в концентрациях: 0,002; 0,004; 0,02; 0,03; 0,04; 0,05; 0,07; 0,08 и 0,1 мкг, никотиновой кислоты: 0,2; 0,4; 1; 2; 10; 20; 30; 40; 60; 80 и 100 мкг и пантотеновой кислоты: 0,2; 0,3;



0,4; 0,6; 1; 2; 3; 10; 20; 30; 40; 60; 80 и 100 мкг на 20 мл питательной среды Сланкиса.

Судя по полученным данным, выделяемые грибами-микоризообразователями витамины к вильчатому ветвлению корешков не причастны. В опыте наблюдались лишь один-два вильчато разветвленных корешка при добавлении никотиновой кислоты в количестве 80 и биотина - - 0,1 мкг. Образование вильчаго ветвящихся корешков при добавлении пантотеновой кислоты, но также в очень малых количествах, наблюдалось при 20, 30, 40, 60, 80 и 100 мкг. В этих случаях однажды было замечено даже и (30 мкг) повторное разветвление вилок (рис. 41).



Рис. 40. Действие витаминов на развитие корневой системы однолетних сеянцев сосны

а — никотиновая кислота (200 мкг); б — пантотеновая кислота (200 мкг);  
в — биотин (1,25 мкг); г — контроль

Изучение действия чистых культур грибов и продуктов их метаболизма на развитие изолированных корешков сосны проводилось нами с микоризообразующими грибами *Boletus luteus*, *B. bovinus* и *B. subtomentosus*. Кроме этого, для сравнения нами были взяты культуры грибов немикоризообразователей из *Hymenomycetes* — *Lycoperdon gemmatum*, *Phallus impudicus* и культуры почвенных грибов *Penicillium* sp., *Aspergillus* sp., *Styphopus* sp. и грибов, выделенных с поверхности микориз сосны (№ 1 и 2).

Как показали наблюдения, корневые выделения сосны, по-видимому, не являются специфичными только для микоризообразующих грибов, так как чистые культуры всех перечисленных выше грибов как микоризообразователей, так и не принадлежащих к ним, при посадке их к изолированным корням сосны в первую очередь обрастали корни и вне их на питательной среде не развивались. Рост грибов с корнями был лучше, чем в контроле без корней, как писал Мелин (1959а). Подсев чистых

Таблица 42

Динамика корнеобразования изолированных корней сосны под действием витаминов

| Вариант                        | Содержание витамин-<br>на, мкг/40 мл | 21.IV<br>Наличие<br>ветвления | 3.V                                          |                                              | 14.V                                         |                                              | 26.V                                         |                                              | 11.VI                                        |                                              | 20.VI                                        |                                              |
|--------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|
|                                |                                      |                               | Число корней с<br>боковыми ко-<br>решками, % | Число боковых<br>корешков на 10<br>решкам, % | Число корней с<br>боковыми ко-<br>решками, % | Число боковых<br>корешков на 10<br>решкам, % | Число корней<br>с боковыми ко-<br>решками, % | Число боковых<br>корешков на 10<br>решкам, % | Число корней<br>с боковыми ко-<br>решками, % | Число боковых<br>корешков на 10<br>решкам, % | Число корней с<br>боковыми ко-<br>решками, % | Число боковых<br>корешков на 10<br>решкам, % |
| Контроль . . . . .             | 0                                    | 0                             | 100                                          | 100                                          | 100                                          | 100                                          | 100                                          | 100                                          | 100                                          | 100                                          | 100                                          | 100                                          |
| Пантотеновая кислота . . . . . | 200                                  | 0                             | 370,2                                        | 266                                          | 194,1                                        | 235                                          | 200,7                                        | 217,4                                        | 200,7                                        | 217,4                                        | 200,7                                        | 217,4                                        |
| Никотиновая кислота . . . . .  | 400                                  | 0                             | 249,5                                        | 163                                          | 183,2                                        | 187,5                                        | 194,5                                        | 223,9                                        | 226,8                                        | 223,9                                        | 269,2                                        | 278,2                                        |
| Биотин . . . . .               | 0,125                                | 0                             | 329,7                                        | 163                                          | 257,9                                        | 250                                          | 257,9                                        | 234,7                                        | 257,9                                        | 267,4                                        | 267,0                                        | 280,4                                        |

Таблица 43

Динамика развития корнеобразования изолированных корней сосны при воздействии на них продуктами метаболизма грибов (одновременное внесение)

| Вариант                   | Возраст культуры, дни | Внесение 1 мл фильтрата                               |                                                       |                                                       |                                                       |                                                       |                                                       | Внесение 2 мл фильтрата                               |                                                      |                                                       |                                                       |                                                       |                                                       |
|---------------------------|-----------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|
|                           |                       | 15.V                                                  |                                                       | 26.V                                                  |                                                       | 13.VI                                                 |                                                       | 14.V                                                  |                                                      | 26.V                                                  |                                                       | 11.VII                                                |                                                       |
|                           |                       | Число корней с об-<br>разовавшимися ко-<br>решками, % | Число образовав-<br>шихся корешков на<br>10 корней, % | Число корней с об-<br>разовавшимися ко-<br>решками, % | Число образовав-<br>шихся корешков на<br>10 корней, % | Число корней с об-<br>разовавшимися ко-<br>решками, % | Число образовав-<br>шихся корешков на<br>10 корней, % | Число корней с об-<br>разовавшимися ко-<br>решками, % | Число образовав-<br>шихся корешков на<br>1 корень, % | Число корней с об-<br>разовавшимися ко-<br>решками, % | Число образовав-<br>шихся корешков на<br>10 корней, % | Число корней с об-<br>разовавшимися ко-<br>решками, % | Число образовав-<br>шихся корешков на<br>10 корней, % |
|                           |                       | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 0                                                    | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   |
| Контроль . . . . .        | 0                     | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 0                                                    | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   | 100                                                   |
| Boletus bovinus . . . . . | 30                    | 186,8                                                 | 160                                                   | 129,3                                                 | 160                                                   | 108,8                                                 | 136,8                                                 | 90,5                                                  | 1                                                    | 103,4                                                 | 108,8                                                 | 104,3                                                 | 106,4                                                 |
| Boletus luteus . . . . .  | 30                    | 101,4                                                 | 158                                                   | 69,0                                                  | 142                                                   | 83,2                                                  | 109,2                                                 | 81,3                                                  | 1                                                    | 90,5                                                  | 78,0                                                  | 95,1                                                  | 94,8                                                  |

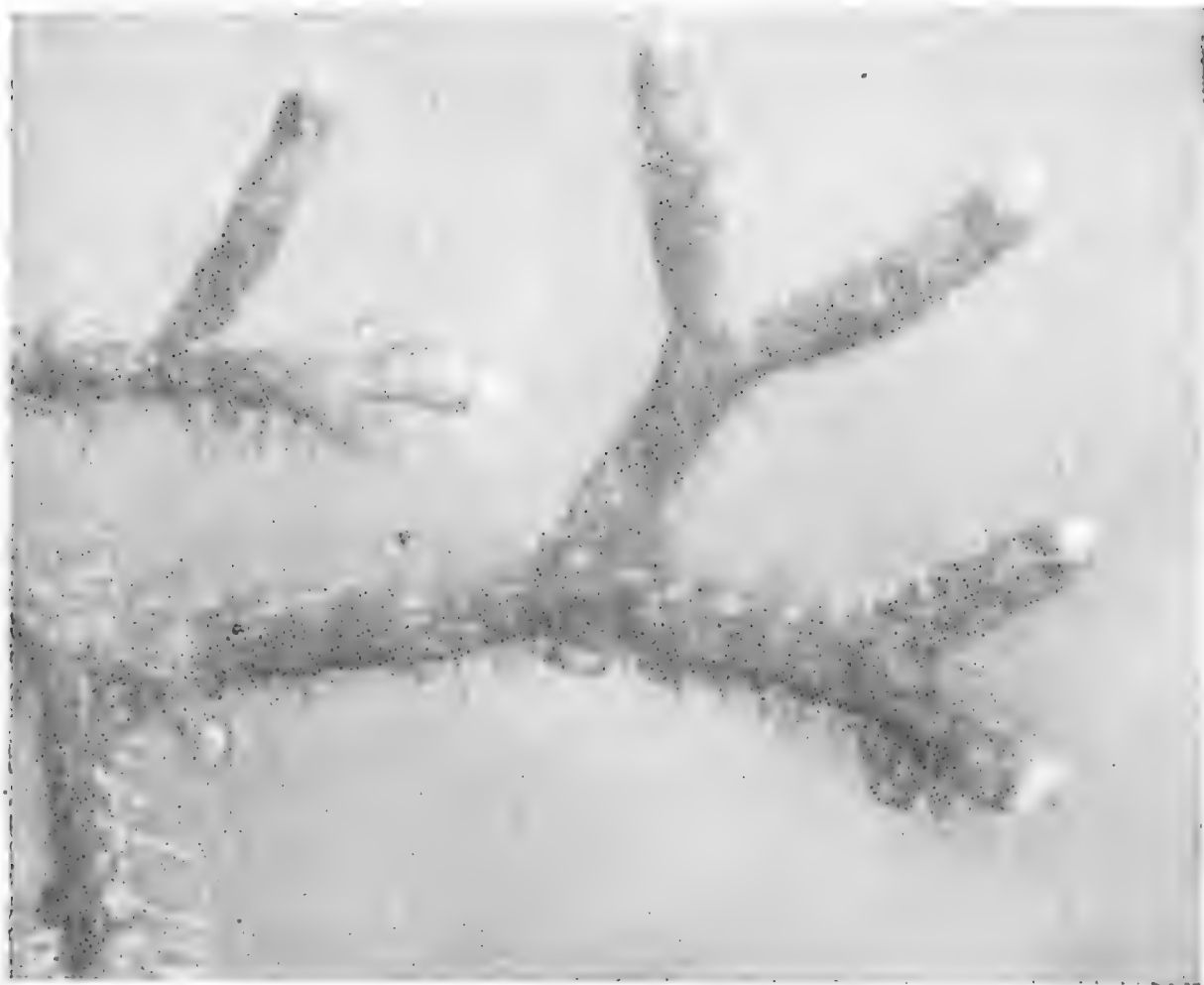


Рис. 41. Ветвление корней сосны, растущих в чистой культуре при внесении 30 мкг пантотеновой кислоты на 20 мл питательной среды

культур грибов, независимо от принадлежности их к микоризообразующим, в культуру только что высаженных корней сосны, не имеющих еще ветвления, отражался неблагоприятно на их росте, развитии и корнеобразовании. При таком заражении грибами корнеобразования не происходило и наблюдалось усиленное опробковение корешков. В контрольных вариантах в то же время отмечалось и корнеобразование и появление корневых волосков. Далее, внесение всех указанных чистых культур грибов к корням, уже имеющим корнеобразование, в дальнейшем приводило к остановке роста корней, ветвлению и опробковению.

Однако перед прекращением корнеобразования чистые культуры грибов *Boletus bovinus* и *Boletus luteus* вызывали дихотомическое и коралловидное ветвление корней, в то время как все другие культуры грибов этого действия не оказывали. Внешний вид сильно обросших микоризообразующими грибами корешков напоминал микоризу, но после снятия мицелия корешки, несмотря на отсутствие корневых волосков, характерного для микориз утолщения не имели. Сеть Гартига на срезах также не обнаружена. Произведенные измерения длины образовавшихся корешков показали, что внесенные культуры резко ее снижали по сравнению с контролем.

Вносились фильтраты из-под культуральных жидкостей вышеуказанных грибов также к корням, еще не приступившим к



Рис. 42. Ветвление корней сосны в чистой культуре при внесении культуральной жидкости из-под гриба *Boletus bovinus*

корнеобразованию, и к корням, с уже образовавшимися на них корешками 1-го и 2-го порядков. Вносимые продукты метаболизма простерилизовывались через фильтр Беркефельда N. Фильтраты прибавлялись в количествах от 0,5 до 1 и 2 мл на 20 мл среды Сланкиса. В контроль добавлялась среда Мелина в тех же количествах.

В опыте с культурой изолированных корней, не приступивших к микоризообразованию, одновременно вносились корни и фильтраты из-под грибов *Boletus bovinus*, *Boletus luteus* и *Phallus impudicus* в количестве 1 и 2 мл. Из этого опыта выяснилось, что фильтраты грибов *Boletus bovinus* и *Boletus luteus* вызывают дихотомическое ветвление корешков, характерное для микоризы сосны (рис. 42). Гриб *Phallus impudicus* и контроль этого явления не вызывали. Корнеобразование в этих условиях зависит от количества внесенного фильтрата. При внесении 1 мл у *Boletus bovinus* корнеобразование начинается скорее, а количество образующихся корешков и количество корней, образующих корешки, больше. При внесении 2 мл фильтрата эта способность снижается (табл. 43). Одновременное внесение в среду фильтратов из культуральных жидкостей не только не мешает корнеобразованию, а наоборот, ему способствует. Аналогичное стимулирующее

действие оказывают и продукты метаболизма грибов при внесении их под корни сосны 2,5-месячного возраста, имеющих уже корешки 1-го и 2-го порядка (табл. 44). Добавление фильтратов

Т а б л и ц а    44

*Действие продуктов метаболизма грибов на корнеобразование сосны \**

| Вариант                                                    | Число корней с образовавшимися корешками, % | Число образовавшихся корешков на 10 корнях, % | Длина всех образовавшихся корешков на корень **, % |
|------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|-----------------------------------------------|----------------------------------------------------|
| Контроль . . . . .                                         | 100                                         | 100                                           | 100                                                |
| <i>Boletus bovinus</i> . . . . .                           | 136,4                                       | 180,0                                         | 190,0                                              |
| <i>Boletus luteus</i> . . . . .                            | 166,6                                       | 190,0                                         | 210,0                                              |
| <i>Boletus subtomentosus</i> . . . . .                     | 170,0                                       | 300,9                                         | 161,0                                              |
| <i>Paxillus involutus</i> . . . . .                        | 200,0                                       | 338,8                                         | 180,0                                              |
| <i>Ceprococcum graniforme</i> . . . . .                    | 179,0                                       | 221,8                                         | 130,5                                              |
| Гриб, выделенный из микоризы сосны . . . . .               | 168,0                                       | 271,2                                         | 137,7                                              |
| Гриб № 1 (серый) выделен с поверхности микоризы . . . . .  | 177,6                                       | 326,0                                         | 163,4                                              |
| Гриб № 2 (желтый) выделен с поверхности микоризы . . . . . | 147,4                                       | 319,6                                         | —                                                  |
| Из плодового тела <i>Scleroderma verrucosum</i> . . . . .  | 127,2                                       | 95,9                                          | —                                                  |

\* Дано за вычетом количества образовавшихся корешков при внесении фильтрата.  
\*\* Длина корешков измерялась в мм.

из-под микоризообразующих грибов вызвало также увеличение общей длины корней и их дихотомическое ветвление. Оптимальное количество вилок наблюдалось при внесении 0,5 и 1 мл фильтрата (табл. 45). Фильтрат гриба *Phallus impudicus* и грибов, выделенных с поверхности микориз, вильчатого ветвления корешков не вызывали. Внесение фильтрата гриба *Phallus impudicus* никакого действия на корнеобразование не оказало, но грибы, выделенные с поверхности микориз, довольно сильно стимулировали корнеобразование. Следует также указать, что внесение фильтратов грибов к корням, уже приступившим к корнеобразованию, вызывало более усиленное вильчатое ветвление корешков. Хорошее вильчатое ветвление наблюдалось нами и при внесении жидких культур микоризообразующих грибов в чистые культуры двухнедельных сеянцев сосны даже и в тех случаях, когда не только не образовывалась микориза, но и обрастание корешков мицелием гриба не происходило (рис. 22). В данном случае ветвление корешков вызывалось продуктами

метаболизма грибов. На основании вышесказанного можно признать, что для успешного микоризообразования внесение чистых культур не сразу под посевы, а спустя некоторое время имеет определенное преимущество.

Т а б л и ц а   45

*Влияние продуктов метаболизма грибов на корнеобразование сосны*

| Вариант         | Количество внесенного филтраты, мл | Число корней с образовавшимися корешками, % | Число образовавшихся корешков на 10 корнях, % | Длина образовавшихся корешков, % | Число образовавшихся вилок на корень |
|-----------------|------------------------------------|---------------------------------------------|-----------------------------------------------|----------------------------------|--------------------------------------|
| Контроль        | 0,5                                | 100                                         | 100                                           | 100                              | 0                                    |
| Boletus bovinus | 0,5                                | 97,1                                        | 230,3                                         | 109,3                            | 3,0                                  |
|                 | 1                                  | 107,2                                       | 234,9                                         | 133,3                            | 0,4                                  |
|                 | 2                                  | 41,6                                        | 116,6                                         | 124,0                            | 0                                    |
| Boletus luteus  | 0,5                                | 66,0                                        | 103,0                                         | 137,9                            | 0,4                                  |
|                 | 1                                  | 130,9                                       | 247,6                                         | 148,1                            | 4,2                                  |
|                 | 2                                  | 116,2                                       | 44,0                                          | 122,2                            | 1,3                                  |

Одновременно с анализом культуральных жидкостей на витамины мы приступили к определению в них ростовых веществ типа ауксинов (производные индола) и изучению их действия на развитие сеянцев сосны и дуба.

В опытах (Шемаханова, 1957, 1958) мы применяли лишь культуральные жидкости, оказавшие стимулирующий эффект на интенсивность прорастания семян сосны. Вначале были поставлены опыты с укоренением фасоли, по методике Турецкой (1937, 1944), при помощи которой она определяла эффективность различных ростовых веществ на корнеобразование.

Полученные результаты показали, что кратковременное пребывание в культуральной двухнедельной жидкости грибов (полчаса) не сказывается на корнеобразовании фасоли: увеличивается длина корней, но уменьшается их количество. При увеличении сроков выдержки соответственно усиливается и корнеобразование. Лучшее действие оказывало помещение черенков фасоли в культуральную жидкость на 5 час. (табл. 46). В этом случае наблюдалось и большее число корней и увеличивалась их длина. Культуры *Boletus luteus*, *Boletus subtomentosus*, *Boletus granulatus*, *Boletus bovinus* и выделенная из микоризных корешков (рис. 43 и 44), стимулирующие прорастание семян сосны, оказали действие и на укоренение фасоли.



Во время опыта нами было обнаружено влияние внесенных культуральных жидкостей на завядание фасоли. Угнетающее действие усиливалось с возрастом культуральной жидкости и сроками выдержки и зависело от вида грибов, причем действие

Т а б л и ц а 46

Действие фильтратов грибов на укоренение фасоли (в течение 5 час.)

| Вариант                                                              | Фильтрат двухнедельной культуры гриба |                   |                 | Фильтрат месячной культуры гриба |                   |                 |
|----------------------------------------------------------------------|---------------------------------------|-------------------|-----------------|----------------------------------|-------------------|-----------------|
|                                                                      | число корешков, %                     | число бугорков, % | длина корней, % | число корешков, %                | число бугорков, % | длина корней, % |
| Контроль (обработка средой, которая применялась для культуры грибов) | 100                                   | 100               | 100             | 100                              | 100               | 100             |
| Культура из микоризных корешков сосны . . . . .                      | —                                     | —                 | —               | 132,4                            | 151,4             | 35,6            |
| Boletus luteus . . . . .                                             | 76,6                                  | 172,3             | 116,9           | 138,5                            | 88,2              | 133,6           |
| Boletus granulatus . . . . .                                         | —                                     | —                 | —               | 160,5                            | 183,8             | 92,5            |
| Cenococcum graniforme . . . . .                                      | 100,5                                 | 104,7             | 159,4           | 93,8                             | 70,5              | 93,5            |
| Boletus bovinus . . . . .                                            | 134,1                                 | 131,4             | 127,8           | 203,5                            | 29,4              | 121,6           |
| Phallus impudicus . . . . .                                          | 91,7                                  | 174,2             | 179,6           | 97,3                             | 166,1             | 53,1            |
| Psalliota campestris . . . . .                                       | —                                     | —                 | —               | 65,8                             | 173,5             | 16,7            |
| Boletus subtomentosus . . . . .                                      | 66,8                                  | 91,4              | 148,8           | 129,0                            | 66,1              | 104,7           |
| Lycoperdon gemmatum . . . . .                                        | 74,6                                  | 199,0             | 128,0           | —                                | —                 | —               |
| Amanita rubescens . . . . .                                          | 92,7                                  | 200,9             | 139,2           | —                                | —                 | —               |
| Boletus bovinus (50-кратное разведение фильтрата) . . . . .          | —                                     | —                 | —               | 172,8                            | 61,7              | 85,7            |
| Boletus bovinus (10-кратное разведение фильтрата) . . . . .          | —                                     | —                 | —               | 116,6                            | 70,5              | 105,6           |

продуктов метаболизма микоризообразующих грибов было сильнее. В конце концов растения оправлялись, и рост фасоли в дальнейшем проходил нормально, но быстрота снятия угнетающего эффекта зависела от вышеуказанных факторов.

Установив при помощи метода Турецкой факт наличия веществ типа ростовых, мы пытались определить их природу. Вначале пробовали идентифицировать их с гетероауксином. Для определения наличия гетероауксина была применена колориметрическая реакция Салковского, разработанная Бояркиным. Реакция заключалась в следующем: равные количества культуральной жидкости и реактива (0,1%-ный раствор железосиньки, смешанный в равных количествах с крепкой серной кислотой) нагревались в течение 2 мин. в кипящей водяной

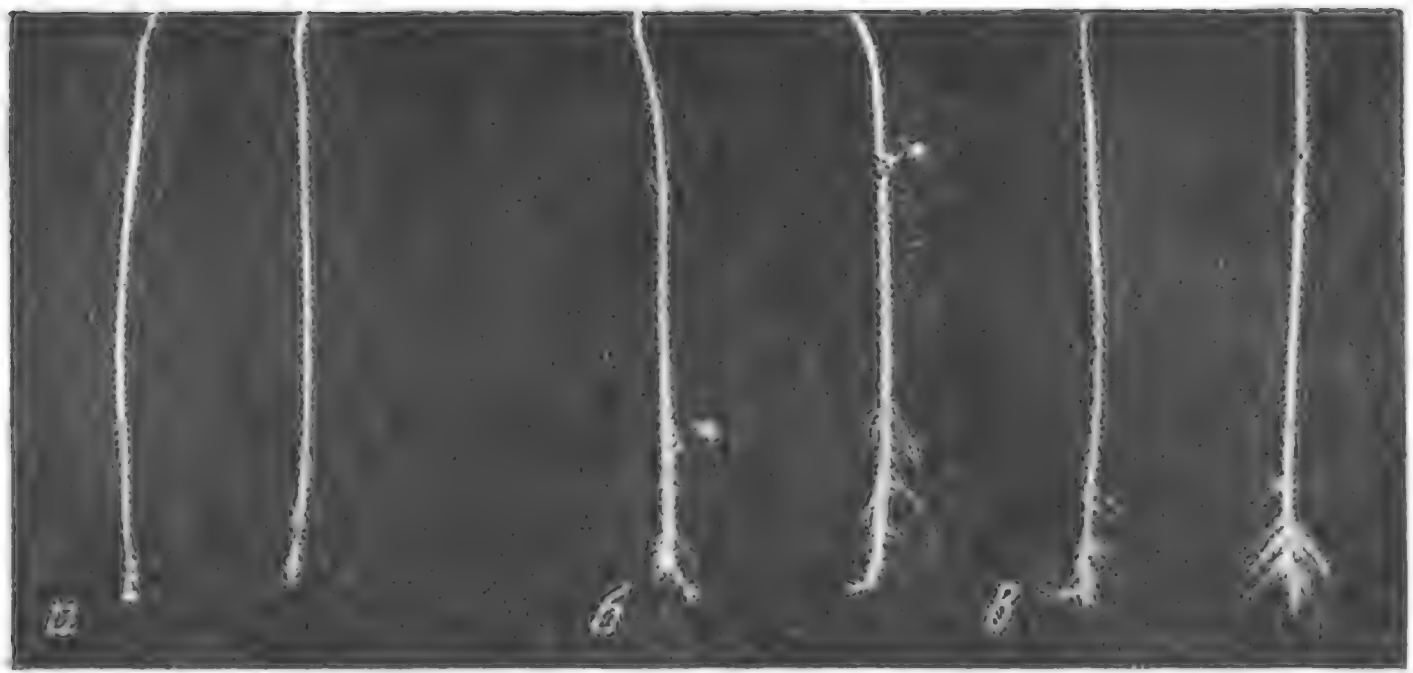


Рис. 43. Действие культуральных жидкостей из-под микоризообразующих грибов на укоренение фасоли (срок обработки три часа)  
 а — питательная среда (контроль); б — обработано культуральной жидкостью из-под *Boletus subtomentosus*; в — обработано культуральной жидкостью из-под *Boletus bovinus*

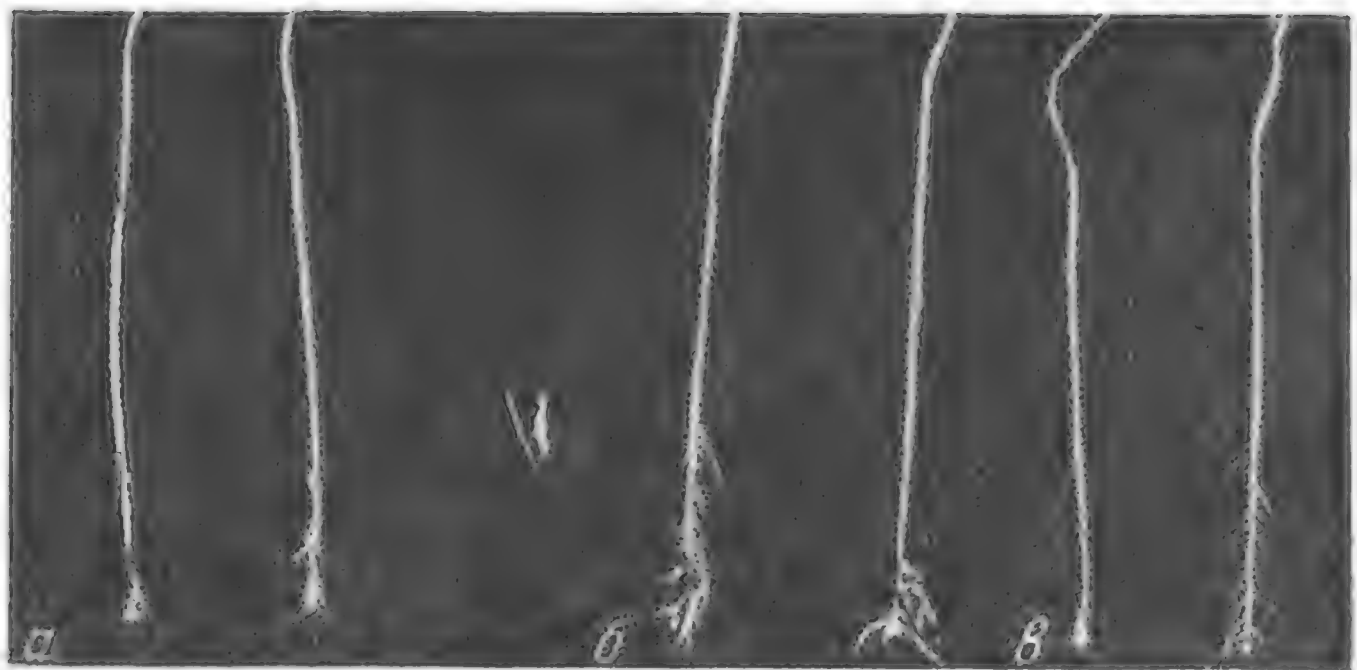


Рис. 44. Действие культуральных жидкостей из-под микоризообразующих грибов на укоренение фасоли (срок обработки три часа)  
 а — контроль; б — обработано культуральной жидкостью из-под *Cenococcium graniforme*; в — обработано культуральной жидкостью из-под *Amanita muscaria*

бане. Присутствие гетероауксина обнаруживало наличие красной окраски при небольших количествах и фиолетовой при больших количествах гетероауксина. Окраска стойкая. Чувствительность реакции  $10^{-6}$ . Указанным методом нами были проанализированы все культуральные жидкости и эфирные вытяжки из мицелия и концентрированных культуральных жидкостей грибов, оказавшие воздействие на прорастание семян и укоренение фасоли. Таковыми были: *Boletus granulatus*, *B. bovinus*, *B. luteus*,

*B. subtomentosus*, *Amanita rubescens*, *Cenococcium graniforme* и культура из микоризных корешков. Контролем служила среда, применяющаяся для культуры грибов, и раствор гетероауксина.

Однако, несмотря на чувствительность применяемой реакции, которая предварительно проверялась на растворах гетероауксина различной концентрации и на тканях капусты, богатых гетероауксином, обнаружить присутствие последнего этим способом не удалось.

Культуральные жидкости некоторых чистых культур грибов-микоризообразователей исследовались на наличие веществ типа ауксинов также по методу колеоптилей пшеницы, усовершенствованного Бояркиным (1947, 1948). Ростовые вещества определялись по прибавке в росте колеоптилей. Культуральная жидкость исследовалась из-под грибов в возрасте 14—18 и 41 дней. Колеоптили помещались в культуральную жидкость на 4,5 часа с дальнейшей заменой на водопроводную воду или на все время опыта. Контролем служила питательная среда, на которой выращивались грибы.

В результате ростовые вещества типа ауксинов в культуральных жидкостях исследованных грибов также не были обнаружены. В данном случае длительная обработка в культуральных жидкостях вредно отражалась на развитии растений.

Поскольку витамины не вызывали дихотомического ветвления корней, а при внесении метаболитов грибов, как указывалось, наблюдалось усиленное вильчатое и коралловидное ветвление корешков, выделение ростовых веществ последними было несомненным. Поэтому были проведены добавочные опыты по действию некоторых ростовых веществ на рост изолированных в чистой культуре корешков сосны. Методика опыта, аналогичная примененной для витаминов, была взята у Сланкиса. В качестве ростовых веществ была выбрана  $\beta$ -индолилуксусная кислота,  $\beta$ -индолилмасляная кислота и  $\alpha$ -нафтилуксусная кислота. Ростовые вещества вносились в следующих количествах:  $\beta$ -индолилуксусная кислота — 0,002; 0,004; 0,01; 1; 10; 20; 30; 50; 60; 70; 80; 90 и 100 мкг,  $\alpha$ -нафтилуксусная — 0,0005; 0,001; 0,01; 1; 10; 20; 30; 50; 60 и  $\beta$ -индолилмасляная кислота — 0,0005; 0,001; 1; 10; 20; 30; 40; 50 и 60 мкг на 20 мл среды Сланкиса. В результате в вариантах с добавлением  $\beta$ -индолилмасляной кислоты дихотомическое ветвление корешков не наблюдалось. При внесении гетероауксина в количестве 20, 70 и 90 мкг отмечалась дихотомия корешков, но утолщения корешков не произошло. Внесение же  $\alpha$ -нафтилуксусной кислоты при концентрации 20 и 30 мкг на 20 мл среды способствовало обильному образованию вильчатых и коралловидных разветвлений, а также утолщению корешков (рис. 45). В контроле ветвления корешков не наблюдалось. Ростовые вещества вносились вместе с корешками, только что посаженными и еще не ветвящимися, но уже имеющими

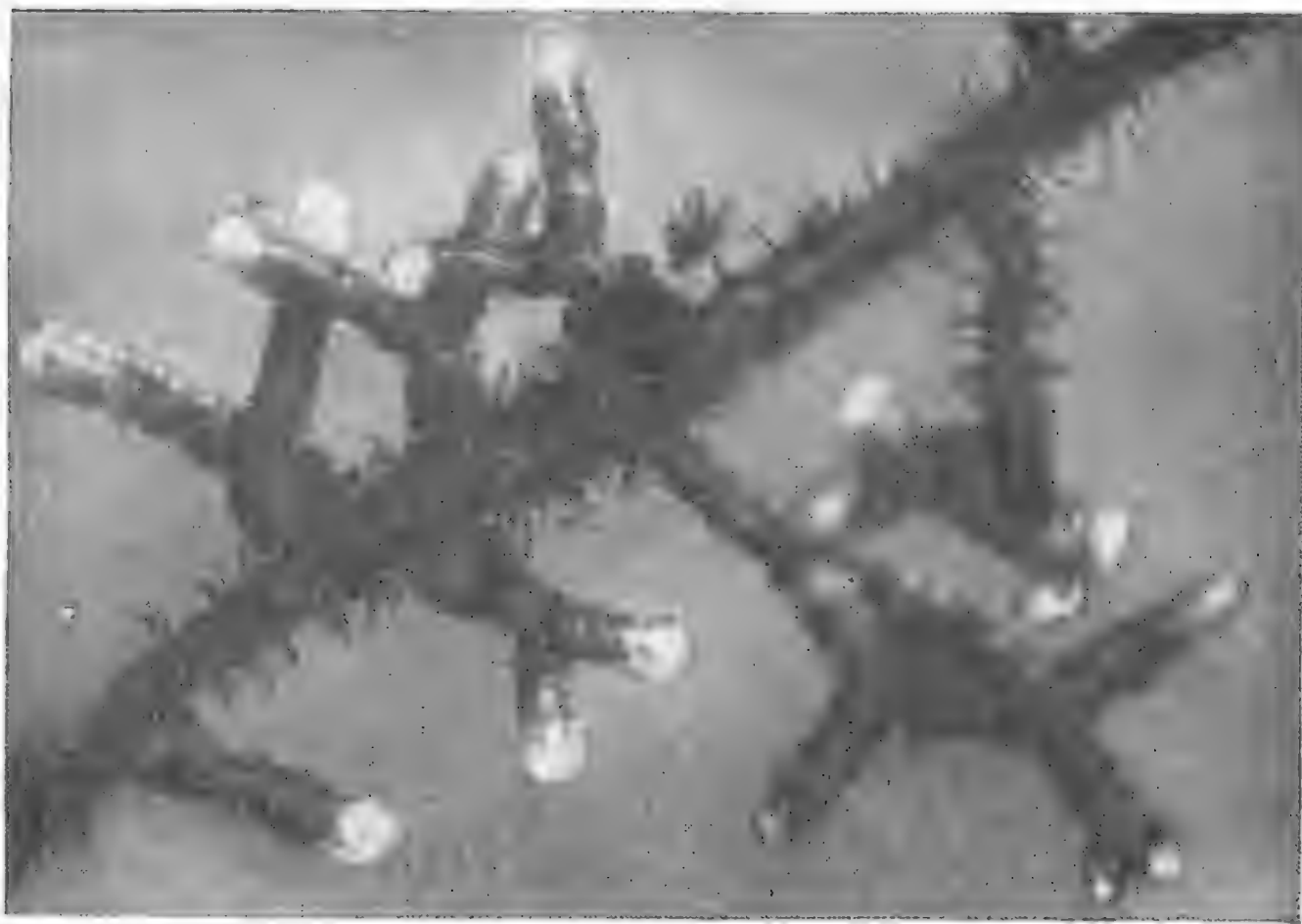


Рис. 45. Ветвление корней сосны, выращенных в чистой культуре, при внесении 20 мкг  $\alpha$ -нафтилуксусной кислоты на 20 мл среды

сосущие корешки. Действие  $\alpha$ -нафтилуксусной кислоты заметно усиливалось при прибавлении к корешкам, уже начавшим корнеобразование. Как видно из опыта, ростовые вещества также выделяются микоризообразующими грибами. Более сильное действие оказывала  $\alpha$ -нафтилуксусная кислота, которая, возможно, больше выделяется микоризообразующими грибами.

В последнее время, воспитывая культуры микоризообразующих грибов сосны, ели, бука, кедра, лиственницы и березы на среде с источником азота *dl*-триптофаном, Мозеру (1959) удалось при помощи метода восходящих хроматограмм определить наличие ростовых веществ:  $\beta$ -индолилуксусной,  $\beta$ -индолилпропионовой и  $\beta$ -индолилмасляной кислот в культуральных жидкостях некоторых грибов. Так, им были обнаружены  $\beta$ -индолилуксусная кислота у *Suillus placidus* (Bon.) Sing. (1 штамм), *S. plorans* (Roll.) Sing. (7 штаммов), *S. tridentinus* (Bres.) Sing. (1 штамм), *S. Grevillei* (Klotzsch.) Sing. (1 штамм), *Boletinus cavipes* (Opat) Kalchbr. (1 штамм), *Boletus subtomentosus* Fr. (1 штамм), *Lactarius porninsis* Roll. (1 штамм), *Phlegmacium elegantius* (Fr.) Ri. (1 штамм), *Phl. calochroum* (Pers. ex Fr.) (1 штамм), *Phl. aureopulverulentum* Mos. (1 штамм);  $\beta$ -индолилпропионовая кислота у *Phl. varium* (Fr.) Ri., *Phl. elegantius* (Fr.) Ri. и *Phl. orechalcium* (Fr.) Ri., *Phl. aureopulverulentum* и *Phl. caesiocanescens* (Mos.) Mos. и  $\beta$ -индолилмасляная кислота в очень слабой степени у *Phl. elegantus*, *Suillus Grevillei* и несколько интенсивнее у *S. plorans*. Образование ростовых веществ, завися-

щее в сильной степени от присутствия соединений азота, замедлялось или совсем прекращалось при употреблении веществ легче утилизируемых, чем триптофан. На образование же ростовых веществ из триптофана заметно влияло добавление других соединений азота.

Изучая условия образования в культуре соединений индола, имеющих характер ростовых веществ, Мозер указал, что большое влияние оказало присутствие других соединений азота. При наличии соединений, лучше усваиваемых грибами, чем триптофан, синтез ростовых веществ может полностью прекратиться. Большое влияние на качество и количество образующихся соединений индола оказывает возраст культуры грибов и принадлежность ее к различным штаммам. Одни грибы образуют эти соединения рано, другие — после длительной культуры. Различные штаммы одного и того же вида сильно различаются по указанным признакам. Также не наблюдается связь между активностью роста культуры и образованием ростовых веществ. Мозер отмечает большое значение для образования ростовых веществ соединений индола и совместное действие микоризообразующих грибов с почвенными сапрофитными микроорганизмами. Мозер предполагает, что эти организмы образуют известные промежуточные вещества, которые впоследствии через действие микоризообразующих грибов превращаются в соединения индола. На основании своих ориентировочных исследований, которые ученый продолжает, Мозер предполагает, что микоризообразующие грибы и из других соединений (антраниловая кислота), предшественников триптофана и индола, или из их комбинаций, способны образовывать ростовые вещества. В настоящее время Ульрих (Ulrich, 1961) указывает, что 11 грибов, образующих микоризу у *Pinus radiata*, синтезируют индолилуксусную кислоту.

Нами выяснялось действие гетероауксина и 2—4-дихлорфенилуксусной кислоты (2—4-ДУ) на прорастание семян и на развитие сосны и дуба. Работа проводилась в условиях вегетационного и лабораторного опытов. Результаты по сосне и дубу показали, что в пределах взятых концентраций 2—4-ДУ действует отрицательно не только на прорастимость семян, но и на развитие сеянцев (табл. 47 и 48). Полученные результаты по сосне согласуются с данными Нестерович и Пономаревой (1950), которые указывали, что оптимальные концентрации 2—4-ДУ, способствующие прорастанию семян сосны, очень низки и лежат при намачивании в течение 1 часа в пределах 0,08—0,04 мг на 1 л воды. Продолжительность намачивания, особенно в растворах высоких концентраций (50—10 мг на 1 л), снижала техническую всхожесть и энергию прорастания семян. Действие гетероауксина, по нашим данным, менее токсично. Оптимальное воздействие его на прорастание семян сосны лежало в пределах

Таблица 47

Влияние 2—4-ДУ на развитие трехмесячных сеянцев сосны в песчаной культуре

| Концентрация<br>2—4-ДУ, мг/л       | Продолжи-<br>тельность об-<br>работки, час. | Число игл | Высота ство-<br>лика, см | Длина кор-<br>ня, см | Сухой вес, мг      |       |       | Наличие<br>микоризы  |
|------------------------------------|---------------------------------------------|-----------|--------------------------|----------------------|--------------------|-------|-------|----------------------|
|                                    |                                             |           |                          |                      | надземной<br>части | корня | общий |                      |
| 1                                  | 3                                           | 19,2      | 3,7                      | 12,9                 | 13,0               | 20,0  | 33,0  | Не образова-<br>лась |
| 10                                 | 3                                           | 17,0      | 3,0                      | 15,5                 | 10,0               | 10,0  | 20,0  | То же                |
| 0,1                                | 22                                          | 22,0      | 2,75                     | 12,3                 | 20,0               | 10,0  | 30,0  | » »                  |
| 10                                 | 22                                          | 23,0      | 3,30                     | 9,9                  | 25,0               | 10,0  | 35,0  | » »                  |
| Контроль (намачи-<br>вание в воде) | 22                                          | 22,0      | 3,90                     | 12,8                 | 18,0               | 27,0  | 45,0  | » »                  |

50—5 мг на 1 л. Однако и такое низкое содержание, как 0,01—0,05 мг на 1 л, еще оказывало стимулирующий эффект. Увеличение срока вымачивания семян в гетероауксине до 22 час.

Таблица 48

Действие 2—4-ДУ на развитие однолетних сеянцев дуба в песчаной культуре

| Вариант                                                         | Число листь-<br>ев | Высота стеб-<br>ля, см | Диаметр, мм | Длина кор-<br>ня, см | Сухой вес, г |       |       | Интенсив-<br>ность микро-<br>ризообразо-<br>вания, баллы |
|-----------------------------------------------------------------|--------------------|------------------------|-------------|----------------------|--------------|-------|-------|----------------------------------------------------------|
|                                                                 |                    |                        |             |                      | стволика     | корня | общий |                                                          |
| Обработка раствором<br>2—4-ДУ концентрацией<br>1 мг/л . . . . . | 11,0               | 8,0                    | 3,5         | 30,0                 | 0,55         | 1,23  | 1,78  | 0                                                        |
| Лесная почва . . . . .                                          | 15,0               | 17,5                   | 5,0         | 34,0                 | 0,85         | 3,61  | 4,46  | 3                                                        |
| Контроль (обработка во-<br>дой) . . . . .                       | 15,0               | 15,0                   | 4,0         | 32,5                 | 0,67         | 2,40  | 3,08  | 0                                                        |

Примечание. Обработка раствором 2—4-ДУ и водой в течение 2 час.

также не отразилось на всхожести семян. У сеянцев сосны, выросших из семян, обработанных гетероауксином, корневая система развивалась лучше по сравнению с контролем (табл. 49). Четких данных о влиянии гетероауксина на прорастание желудей



Таблица 49

Влияние гетероауксина на развитие трехмесячных сеянцев сосны в песчаной культуре

| Концентрация гетероауксина, мг/л | Продолжительность обработки, час. | Число игл | Высота стебля, см | Длина корня, см | Сухой вес, мг   |       |       | Наличие микоризы |
|----------------------------------|-----------------------------------|-----------|-------------------|-----------------|-----------------|-------|-------|------------------|
|                                  |                                   |           |                   |                 | надземной части | корня | общий |                  |
| 10                               | 3                                 | 28,0      | 3,9               | —               | 26              | 12    | 38    | Не образовалась  |
| 1                                | 3                                 | 30,0      | 3,7               | 12,9            | 23              | 10    | 33    | То же            |
| 0,1                              | 3                                 | 33,0      | 3,0               | 15,7            | 30              | 20    | 50    | » »              |
| 10                               | 22                                | 31,0      | 4,0               | 17,0            | 34              | 50    | 84    | » »              |
| 1                                | 22                                | 32,0      | 3,77              | 14,5            | 28              | 22    | 50    | » »              |
| 0,1                              | 22                                | 47,0      | 4,0               | 20,7            | 40              | 50    | 90    | » »              |
| Контроль (намачивание в воде)    | 22                                | 32,3      | 4,1               | 13,0            | 34              | 16    | 50    | » »              |

получить не удалось, однако можно сказать: применение его в тех же концентрациях, что и для сосны, отрицательного действия на проращивание не оказывало.

Что касается действия гетероауксина на развитие сеянцев дуба, то, как видно из табл. 50 и 51, обработка желудей

Таблица 50

Действие гетероауксина на развитие однолетних сеянцев дуба в водной культуре (среднее на растение)

| Концентрация гетероауксина, мг/л | Продолжительность обработки, час. | Число листьев | Высота стебля, см | Диаметр корня, мм | Длина, см | Сухой вес, г |       |       | Наличие микоризы |
|----------------------------------|-----------------------------------|---------------|-------------------|-------------------|-----------|--------------|-------|-------|------------------|
|                                  |                                   |               |                   |                   |           | стволика     | корня | общий |                  |
| 0,1                              | 3                                 | 5,0           | 14,0              | 2,5               | 41,5      | 0,35         | 0,71  | 1,06  | Не образовалась  |
| 1                                | 3                                 | 4,0           | 11,0              | 2,5               | 33,0      | 0,18         | 0,55  | 0,73  | То же            |
| 10                               | 3                                 | 3,0           | 9,5               | 2,0               | 27,0      | 0,08         | 0,22  | 0,30  | » »              |
| 0,1                              | 22                                | 6,0           | 10,5              | 3,4               | 34,7      | 0,17         | 0,39  | 0,56  | » »              |
| 1                                | 22                                | 4,5           | 5,2               | 2,9               | 23,0      | 0,07         | 0,18  | 0,25  | » »              |
| Контроль (ничем не обработан)    | —                                 | 4,8           | 9,6               | 1,8               | 31,0      | 0,08         | 0,19  | 0,27  | » »              |

*Влияние гетероауксина на развитие однолетних сеянцев дуба в песчаной культуре*

| Вариант                                               | Число листьев | Высота стебля, см | Диаметр, мм | Длина корня, см | Сухой вес, г |       |       | Интенсивность микро-ризообразования, баллы | Число сеянцев с микро-ризой |
|-------------------------------------------------------|---------------|-------------------|-------------|-----------------|--------------|-------|-------|--------------------------------------------|-----------------------------|
|                                                       |               |                   |             |                 | стволика     | корня | общий |                                            |                             |
| Обработка раствором гетероауксина (10 мг/л) . . . . . | 11,3          | 13,0              | 4,4         | 29,6            | 0,66         | 2,75  | 3,41  | 0                                          | 0                           |
| Лесная почва . . . . .                                | 15,0          | 17,5              | 5,0         | 34,0            | 0,85         | 3,61  | 4,46  | 3                                          | 100                         |
| Контроль (обработка водой) . . . . .                  | 15,0          | 15,0              | 4,0         | 32,5            | 0,67         | 2,41  | 3,08  | 0                                          | 0                           |

Примечание. Обработка раствором гетероауксина и водой в течение 2 час.

гетероауксином способствовала в основном развитию корневой системы.

Однако и здесь обработка гетероауксином показала худшие результаты по сравнению с одним внесением лесной почвы.

Влияние гетероауксина на приживаемость, рост и развитие сеянцев сосны изучали также Устиновская, Галенко, Кудлай (1955) и Ушков (1955). Опыт проводился в полевых условиях. Ушков обрабатывал семена 0,002%-ным раствором, а Устиновская, Галенко и Кудлай — однолетние сеянцы 0,001%-ным в течение 24 час. Исследователи указывают на повышение приживаемости сеянцев и улучшение их роста. Однако в опытах Ушкова и те и другие показатели незначительны. Приживаемость на первый год — 3, на второй — 9,5%, а высота сеянцев только на второй год увеличилась на 8% по сравнению с контролем. Цифры Устиновской, Галенко и Кудлай более показательны. По их данным, приживаемость увеличилась на 65—85%, а вес хвои в 3—3,5 раза, и сеянцы отличались более зеленым цветом. Общий сухой вес сеянцев повысился в три-четыре раза. В первый год жизни гетероауксин на развитие стволика также не повлиял, но сильно увеличил корневую систему.

В то же время обследование сосновых лесонасаждений девятилетнего возраста (заложенных Пушкинской в Борисоглебске), часть саженцев которых при посадке была обработана ростовыми веществами, гетероауксином и 2—4-ДУ, показало, что сосны, выросшие из семян, обработанных гетероауксином, не только не имели никаких преимуществ в развитии деревьев по сравне-

нию с контролем, но даже были несколько угнетены. 2—4-ДУ никакого действия не оказала (табл. 52).

Т а б л и ц а    52

*Действие ростовых веществ на развитие сосны; измерение  
десятилетней сосны (Борисоглебск)*

| Вариант                 | Высота,<br>см | Диаметр, см        |                        |
|-------------------------|---------------|--------------------|------------------------|
|                         |               | на уровне<br>груди | у поверхности<br>почвы |
| Контроль водный . . . . | 362,3         | 5,77               | 8,19                   |
| Гетероауксин . . . . .  | 342,2         | 5,29               | 7,82                   |
| 2—4-ДУ . . . . .        | 360,8         | 5,78               | 8,25                   |

**Значение микоризообразующих грибов как защитников  
корневой системы деревьев от паразитарной инфекции**

Одной из полезных функций, оказываемой грибами-микоризообразователями на растение-хозяина, можно считать защиту последнего от поражения его корней слабыми паразитами, образующими псевдомикоризу. На это обстоятельство указывал еще Мелин (цит. по Харли, 1959), который писал, что грибы псевдомикоризы заражают корневую систему хвойных лишь при отсутствии микоризы на их корнях. Впоследствии к такому же мнению пришли Паульсон (Paulson, 1923), Ромелл (1939), Лазам, Доук и Райт (Latham, Doak, Wright, 1939), Бьörкман (1942), Робертсон (1954) и Левизон (1954б).

Бьörкман наблюдал много раз на оставшихся немикоризных корнях образование псевдомикоризы. Левизон (1954б), исследовав причину заболевания корневых систем различных видов сосны в старых питомниках Великобритании, пришла к заключению, что причиной, предрасполагающей к внедрению *Rhizoctonia*, является отсутствие микориз на их корнях. Она далее пишет, что присутствие инфекции служит даже индикатором неблагоприятных почвенных условий для развития микоризообразующих грибов. По наблюдениям Робертсона, вторичное заражение псевдомикоризой микоризных окончаний имеет место лишь после отмирания микориз.

Ванин и Ахремович (1952) указывали на случай антагонизма между микоризообразующими и псевдомикоризными грибами. Ученые наблюдали обильное развитие псевдомикориз и подавление микориз. Противоположная точка зрения, развиваемая Ваниным и Ахремович, основана на различном происхождении псевдомикориз. Мелин и указанные авторы считают, что псевдомикоризы на корнях древесных растений вызываются ви-

дами грибов *Mycelium radialis atrovirens* и *Rhizoctonia silvestris*, относящихся к слабым паразитам. Ванин и Ахремович к грибам, образующим псевдомикоризу, причислили *Botrytis*, *Fusarium* и *Rhizoctonia centrifuga*, известные как паразиты сосны, или *Rossellinia quercina*, являющаяся типичным паразитом дуба. К грибам, образующим псевдомикоризу, авторы относят и паразита, описанного Делакрыу (Delacroix, 1897) и Пестано (Pestano, 1907), вызывающего загнивание корней у каштанов. Беккер (Besker, 1956) пишет, что деревья, имеющие микоризу, не болеют паразитарными заболеваниями.

Кроме роли грибов-микоризообразователей как защитников корневой системы деревьев против грибных паразитов, некоторые ученые, как Тортон, Кови и Мак-Дональд (Thornton, Cowie and McDonald, 1956) и Зерова (1956), отмечают благоприятное действие, оказываемое микоризообразующими грибами на закрепление песчаных почв.

Тортон, Кови и Мак-Дональд указывают, что за изменение структуры песчаной почвы под *Pinus radiata* ответственен мицелий произрастающих здесь базидиомицетов. Физические измерения почв, пронизанных мицелием этих грибов, показали развитие порозности, а сами комочки агрегатов почвы были склеены до такой степени, что пришлось приложить некоторую физическую силу, чтобы их разъединить.

По данным Зеровой, гриб *Inocybe serotiana* Peck., образующий микоризу у шелюги *Salix acutifolia* Willd, способен закреплять песок в месте развития его плодовых тел, где образуются мощная грибница и хрящевидные образования. Песок настолько сильно связывается мицелием гриба, что не вымывается и после длительного пребывания в воде. Скрепленный мицелием песок часто в дальнейшем заселяется мхами, а следом за ними и травянистой растительностью. По данным некоторых исследователей [Харли, 1940; Кромер (Cromer, 1935); Мозер, 1956; и Петреску и Джорджеску, 1955], сеянцы, несущие на своих корнях микоризы, более устойчивы против неблагоприятных воздействий окружающей среды.

Из перечисленных авторов на большую засухоустойчивость и морозоустойчивость микоризных корней указывал Харли и Кромер. Мозер, Петреску и Джорджеску считали, что и сами сеянцы с микоризой повышают свою устойчивость к указанным факторам.

### **ВЛИЯНИЕ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД**

Для выяснения сущности взаимоотношений между микоризообразующими грибами и древесными породами мы использовали некоторые физиологические методы, а также метод меченых

атомов. В связи с этим в течение двух вегетационных периодов в условиях вегетационного опыта проводилось определение количества хлорофилла, интенсивности транспирации и поглощения меченого  $P^{32}$  (Шемаханова, 1955а и 1955б). Особенное внимание было обращено на изучение корневой системы у однолетних и двухлетних микоризных и немикоризных сеянцев сосны и дуба. Опыт проводился в песчаной культуре при 70% от полной влагоемкости почвы. В качестве питательной среды применялся раствор Гельригеля. Сеянцы с микоризой были получены внесением свежезаготовленной лесной почвы. Сеянцы, на которых микориза не образовалась, выращивались при добавлении стерилизованной лесной почвы.

Интенсивность транспирации изучалась нами на однолетних сеянцах дуба. Наблюдения, проведенные в течение двух вегетационных периодов, указывают на тенденцию к повышению интенсивности транспирации у микоризных сеянцев. Повышенную транспирацию у микоризных сеянцев наблюдал и Самцевич (1958б). Увеличение интенсивности транспирации у дубков с микоризой по сравнению с немикоризными в зависимости от сезона колебалось в наших опытах в пределах от 8 до 18% (рис. 46). Повышенная интенсивность транспирации, по-видимому, связана с наличием на корнях уже оформленных микориз

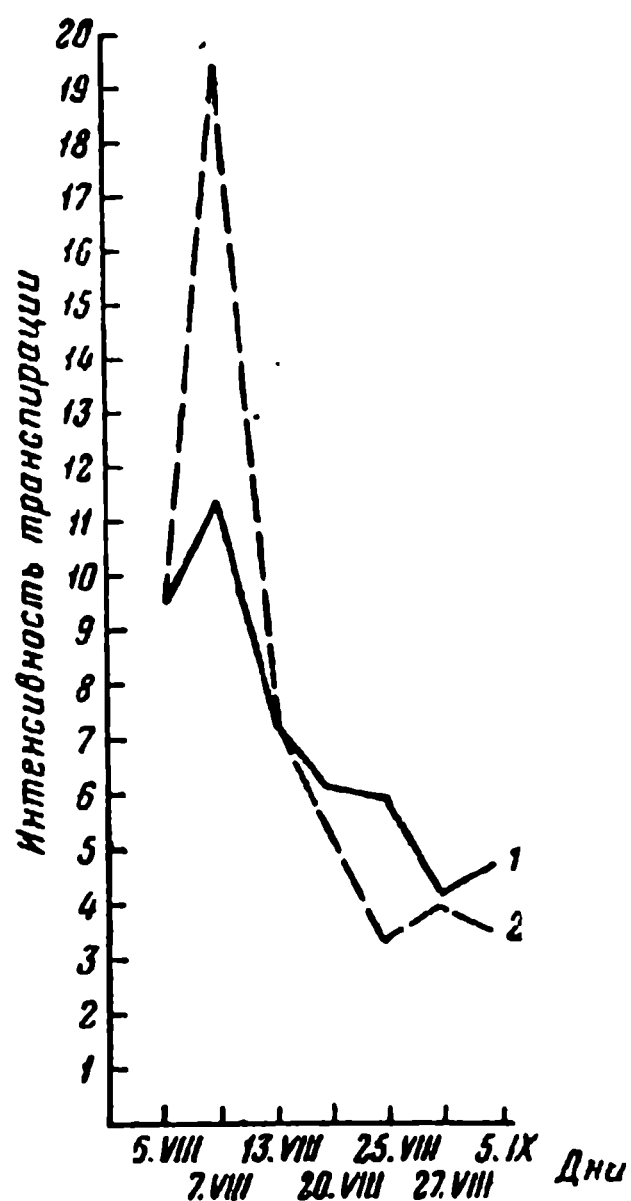


Рис. 46. Интенсивность транспирации однолетних сеянцев дуба  
1 — сеянцы с микоризой; 2 — сеянцы без микоризы

(табл. 53). Когда микориза еще не образовалась, а существовали лишь отдельные гифы грибницы на поверхности корешков, у сеянцев с микоризой наблюдалась, наоборот, пониженная транспирация, которая отражалась также и на скорости поглощения воды.

По литературным данным, сеянцы сосны и дуба, имеющие на своих корнях микоризу, несут более зеленую хвою и дольше сохраняют ее зеленый цвет (Лисин, 1949; Мак-Комб, 1938, 1943; Бараней, 1939, 1940; Рунов, 1955; Лисенков, 1955). Однако определения количества хлорофилла у сеянцев с микоризой и без микориз не производилось. В настоящем разделе на основании ряда проведенных определений количества хлорофилла у микоризных и немикоризных сеянцев мы пытались подвести научную базу под наши наблюдения.

*Связь между образованием микоризы и поглощающей поверхностью корня у однолетних сеянцев дуба (среднее на растение)*

| Вариант                                | Скорость поглощения воды, час/см <sup>3</sup> корня | Поглощающая поверхность, м <sup>2</sup> /см <sup>3</sup> корня |         |                  |                                                        |
|----------------------------------------|-----------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|---------|------------------|--------------------------------------------------------|
|                                        |                                                     | общая                                                          | рабочая | недействительная | интенсивность транспирации, г/м <sup>2</sup> за 1 час. |
| Микориза еще не образовалась . . . . . | 0,30                                                | 2,11                                                           | 0,65    | 1,46             | 9,46                                                   |
| Немикоризные . . . . .                 | 0,79                                                | 2,18                                                           | 0,65    | 1,53             | 12,40                                                  |
| Микориза образовалась . . . . .        | 0,23                                                | 1,78                                                           | 0,64    | 1,14             | 5,20                                                   |
| Немикоризные . . . . .                 | 0,20                                                | 2,02                                                           | 0,60    | 1,42             | 4,40                                                   |

Определение хлорофилла проводилось на однолетних и двухлетних сеянцах сосны и дуба на фотометре типа Пульфриха. У дуба хлорофилл определялся для каждого сеянца отдельно на первых листьях первого прироста. Расчет производился на 1 м<sup>2</sup> листовой площади.

У сосны количество хлорофилла определялось сразу у группы сеянцев, рассортированных по признаку микоризности. Расчет количества хлорофилла производился на 1 г абсолютного сухого веса. Результаты исследований с дубовыми сеянцами представлены в табл. 54, а с сеянцами сосны — в табл. 55, на основании которых можно сделать заключение, что листья и хвоя

Таблица 54

*Количество хлорофилла в микоризных и немикоризных сеянцах дуба (среднее на сеянец)*

| Год  | Вариант            | Сеянцы с микоризой                                            |                                          | Сеянцы без микоризы                                           |                                          |
|------|--------------------|---------------------------------------------------------------|------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|------------------------------------------|
|      |                    | количество хлорофилла, мг/м <sup>2</sup> листовой поверхности | интенсивность микоризообразования, баллы | количество хлорофилла, мг/м <sup>2</sup> листовой поверхности | интенсивность микоризообразования, баллы |
| 1953 | Однолетние . . . . | 444,0                                                         | 1,5                                      | 426,0                                                         | 0                                        |
|      | Двухлетние . . . . | 327,8                                                         | 1,0                                      | 317,3                                                         | 0                                        |

сеянцев с микоризой как однолетних, так и двухлетних имеют увеличенное количество хлорофилла по сравнению с немикоризными. У сеянцев дуба эта разница ничтожна и находится в



пределах 3,3—4,2%. У сосновых же сеянцев она довольно значительна. Наметилась определенная зависимость количества хлорофилла от степени микоризности (табл. 55).

Таблица 55

*Количество хлорофилла в микоризных и немикоризных сеянцах сосны*

| Год  | Вариант          | Сеянцы с микоризой                      |                                          | Сеянцы без микоризы                     |                                          |
|------|------------------|-----------------------------------------|------------------------------------------|-----------------------------------------|------------------------------------------|
|      |                  | количество хлорофилла, мг/г сухого веса | интенсивность микоризообразования, баллы | количество хлорофилла, мг/г сухого веса | интенсивность микоризообразования, баллы |
| 1953 | Однолетние . . . | 4,60                                    | 3,0                                      | 3,34                                    | 0                                        |
|      | Двухлетние . . . | 6,20                                    | 3,0                                      | 5,63                                    | 0—1                                      |
| 1954 | »                | 5,62                                    | 1,5                                      | 3,16                                    | 0—1                                      |
|      | »                | 7,23                                    | 3,0                                      | 2,09                                    | 0                                        |

Количество засохших игл значительно меньше у растений, имеющих микоризы (на 10,8%).

Параллелизм между цветом хвои и количеством микориз у сосновых сеянцев наблюдал и Мак-Комб (1938, 1943). По его данным (1938), сеянцы с пурпурным цветом хвои имели 25%, а с темно-зеленой хвоей 52% микоризных окончаний на сеянец. Штеренберг (1949) отмечает, что при наличии у дуба этиолированных листьев нет нормального роста корней, а следовательно, и нормального образования микориз.

Корневые системы играют важную роль в жизни растений. Малейшее нарушение и изменение их функциональной деятельности влечет к изменению состояния и жизнедеятельности всего организма. В связи с этим при выяснении роли микориз было обращено особое внимание на функциональную активность корней, в частности на их активную поглощающую поверхность, тем более, как показали исследования Колосова (1939), роль ее не ограничивается лишь поднесением минеральных веществ к надземной части, а заключается в адсорбционном обмене ионов.

Метод геометрического измерения общей и активной поглощающих поверхностей корневых систем, применяемый многими авторами [Лобанов, 1947, 1953; Дитмер (Dittmer, 1937); Иванов, 1953, и др.], очень трудоемок. Кроме того, как указывает Колосов, последний при измерении активной поглощающей поверхности дает не совсем точные результаты.

В своих исследованиях (Шемаханова, 1955а) мы использовали метод Колосова, основанный на учете поглощения корнями метиленовой синьки. В результате проведенных испытаний явно выяснилось значение микоризы для растений. Сеянцы с мико-

ризой как однолетние, так и двухлетние всюду имели не только больший объем корневой системы, но, главное, большую рабочую поглощающую поверхность (табл. 56).

Т а б л и ц а    56

*Поглощающая поверхность корня микоризных и немикоризных сеянцев сосны  
(среднее на растение)*

| Год  | Возраст сеянцев | Сеянцы       | Объем корневой системы, см <sup>3</sup> | Поглощающая поверхность, м <sup>2</sup> /см <sup>3</sup> корня |                  |              | Увеличение рабочей поверхности корня, % по отношению к микоризным | Интенсивность микоризообразования, баллы |
|------|-----------------|--------------|-----------------------------------------|----------------------------------------------------------------|------------------|--------------|-------------------------------------------------------------------|------------------------------------------|
|      |                 |              |                                         | общая                                                          | активная рабочая | недеятельная |                                                                   |                                          |
| 1952 | Однолетние      | С микоризой  | 0,115                                   | 0,0940                                                         | 0,0299           | 0,0641       | 132,6                                                             | 3                                        |
|      |                 | Без микоризы | 0,097                                   | 0,0483                                                         | 0,0225           | 0,0258       | 100,0                                                             | 0                                        |
| 1953 | Однолетние      | С микоризой  | 0,48                                    | 0,2258                                                         | 0,0716           | 0,1542       | 126,0                                                             | 3                                        |
|      |                 | Без микоризы | 0,49                                    | 0,24416                                                        | 0,05565          | 0,18851      | 100,0                                                             | 0                                        |
| 1954 | Двухлетние      | С микоризой  | 0,562                                   | 0,0319                                                         | 0,0092           | 0,0321       | 160,0                                                             | 2                                        |
|      |                 | Без микоризы | 0,542                                   | 0,0229                                                         | 0,0057           | 0,0172       | 100,0                                                             | 0                                        |
|      |                 | С микоризой  | 7,08                                    | 0,1835                                                         | 0,0863           | 0,0172       | 143,5                                                             | 3                                        |
|      |                 | Без микоризы | 3,51                                    | 0,2036                                                         | 0,0600           | 0,1436       | 100,0                                                             | 0                                        |

Применяя метод Колосова к исследованиям сеянцев дуба, нам пришлось внести некоторые изменения.

Сеянец дуба снабжен крупным стержневым корнем, который, как показали наши исследования, при относительно большом объеме имеет незначительные общую и особенно рабочую поглощающую поверхности. В то же время боковые корни вместе с тонкими разветвлениями, наоборот, при объеме в 2,2—2,5 раза меньшем, чем у стержневого корня, обладают поверхностью поглощения в два-пять раз большей (табл. 57). Следовательно, применяя указанный метод Колосова для древесных растений ко всей корневой системе и особенно учитывая, что объем раствора краски должен быть в десять раз больше объема корня, можно получить заниженные результаты. Поэтому общая адсорбирующая и рабочая поглощающая поверхности для стержневого корня и для его боковых корней с тонкими разветвлениями определялись отдельно. При этом все боковые корни вместе с тонкими разветвлениями отчленялись от стержневого корня. Объем корней определялся на объемометре, предложенном Колосовым, причем объем боковых корней вместе с тонкими разветвлениями вычислялся вычитанием объема стержневого корня из общего объема корня.

Результаты исследований (табл. 57) показывают, что вся функция питания приходится на долю тонких корней, в основном мочки. Очень важно также отметить, что у растений с микоризой корневая система развита лучше, чем у немикоризных, на что указывает общий объем корневой системы, который больше у растений с микоризой. Увеличение идет за счет ветвления и мочки корня, объем которых также больше. Хэч и Доук (1933а) отмечают, что только одно разветвление микоризы равно по величине длине сосущего корешка. Данные по рабочей поглощающей поверхности корня были обработаны вариационно-статистическим методом, показавшим достоверность полученных результатов. Следовательно, преимущество растений с микоризой заключается в наличии более развитой системы боковых корней с тонкими окончаниями и особенно большей их рабочей поверхности поглощения.

Сравнительное изучение поглощающей поверхности у микоризных и немикоризных сеянцев проводилось и на образцах боковых корней с тонкими разветвлениями, имеющих у микоризных растений высший балл микоризы — 3. Проба для обоих вариантов бралась с нескольких растений и представляла собой средний образец. Объем корневой массы микоризных и немикоризных корневых окончаний уравнивался при помощи объеметра. Табл. 58 показывает, что в данном случае рабочая поглощающая поверхность у микоризных растений дуба увеличивается вдвое при незначительном увеличении общей поглощающей поверхности (5%).

Следует обратить внимание, что у сеянцев сосны и дуба, имеющих микоризу, приходится больше активной поглощающей поверхности на единицу общей поверхности поглощения, чем у сеянцев без микориз.

Аналогичные результаты были получены и при использовании меченых атомов (табл. 58).

Отличие заключалось лишь в том, что образцы микоризных и немикоризных корней помещались на 4 часа в раствор питательной среды Кнуппа, содержащей  $P^{32}$  в количестве 40 мк С на 1 л. Количество среды давалось в десять раз больше объема корневой массы. После окончания экспозиции корневая система тщательно отмывалась от поверхностно адсорбированного фосфора и определялся  $P^{32}$  на образцах весом 50 мг каждый на счетчике Гейгера — Мюллера. Для этого отмытые корни высушивались и растирались в порошок. Расчет производился на сухой вес.

Данные, полученные при помощи метиленовой синьки и метода меченых атомов, показывающие именно увеличение активной поглощающей поверхности, а не просто адсорбирующей поверхности у микоризных сеянцев, подтвердились дальнейшими опытами, проведенными с целыми однолетними и двухлетними сеян-

Таблица 57

Влияние микоризы на корневую систему сеянцев дуба

| Год  | Возраст сеянцев | Сеянцы       | Объем корневой системы, см³ |                   |                                        | Поглощающая поверхность, м²/см³ корня |         |                        |                                        |         |                        | Интенсивность микоризообразования, баллы |
|------|-----------------|--------------|-----------------------------|-------------------|----------------------------------------|---------------------------------------|---------|------------------------|----------------------------------------|---------|------------------------|------------------------------------------|
|      |                 |              | общий объем                 | стержневой корень | боковые корни с тонкими разветвлениями | стержневой корень                     |         |                        | боковые корни с тонкими разветвлениями |         |                        |                                          |
|      |                 |              |                             |                   |                                        | общая                                 | рабочая | недей-<br>тель-<br>ная | общая                                  | рабочая | недей-<br>тель-<br>ная |                                          |
|      |                 |              |                             |                   |                                        |                                       |         |                        |                                        |         |                        |                                          |
| 1952 | Однолетние      | С микоризой  | 5,30                        | —                 | —                                      | —                                     | —       | —                      | —                                      | —       | —                      | 1,5                                      |
| 1953 | •               | Без микоризы | 6,01                        | —                 | —                                      | —                                     | —       | —                      | —                                      | —       | —                      | —                                        |
|      |                 | С микоризой  | 9,73                        | 6,72              | 3,01                                   | 1,0566                                | 0,1523  | 0,9042                 | 2,0108                                 | 0,6127  | 1,3900                 | 1,7                                      |
| 1954 | двухлетние      | Без микоризы | 8,94                        | 6,44              | 2,50                                   | 1,1003                                | 0,1584  | 0,9419                 | 1,9661                                 | 0,5205  | 1,4456                 | 0                                        |
|      |                 | С микоризой  | 26,50                       | 13,40             | 13,00                                  | —                                     | —       | —                      | 1,3300                                 | 0,6909  | 0,7300                 | 1                                        |
|      |                 | Без микоризы | 21,54                       | 11,88             | 9,66                                   | —                                     | —       | —                      | 1,1264                                 | 0,4926  | 0,6578                 | 0                                        |

Таблица 58

Поглощающая поверхность боковых корней с тонкими разветвлениями однолетних сеянцев дуба

| Вариант        | Поглощение по метиленовой синьке        |                                                                |         |                                    | Поглощение р <sub>м</sub>               |                                      |                                    |              |
|----------------|-----------------------------------------|----------------------------------------------------------------|---------|------------------------------------|-----------------------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|--------------|
|                | объем корневой системы, см <sup>3</sup> | Поглощающая поверхность, м <sup>2</sup> /см <sup>3</sup> корня |         | Интенсивность микоризования, баллы | объем корневой системы, см <sup>3</sup> | имп./мин на счетчике Гейгера—Мюллера | интенсивность микоризования, баллы |              |
|                |                                         | общая                                                          | рабочая |                                    |                                         |                                      |                                    |              |
|                |                                         |                                                                |         |                                    |                                         |                                      |                                    | недеятельная |
| Микоризные . . | 2,3                                     | 2,331                                                          | 1,029   | 3                                  | 2,3                                     | 4088,75                              | 3                                  |              |
| Немикоризные   | 2,0                                     | 2,237                                                          | 0,546   | 0                                  | 2,3                                     | 1951,25                              | 0                                  |              |

цами дуба, в которых учитывалось количество  $P^{32}$  не только в корневой системе, но и в ассимилирующей ткани (Шемаханов, 1955а).

Исследовались микоризные и немикоризные растения с одинаковыми объемами корневой системы. Последние погружались на определенный срок в целую или наполовину разбавленную питательную среду. Количество поглощенного  $P^{32}$  определялось согласно методике, описанной для отрезанной корневой системы.

Учет  $P^{32}$  проводился в листьях, взятых с одного яруса на определенной их площади. Подсчет отнесен к сухому весу образца, равному 3 мг. Определение производилось при наличии уже оформленных микориз.

Таблица 59

*Поглощение  $P^{32}$  микоризными и немикоризными однолетними сеянцами дуба (среднее на растение)*

| Сеянцы с микоризой           |                          |                                |                                |                                          | Сеянцы без микоризы          |                          |                                |                                |                                          |
|------------------------------|--------------------------|--------------------------------|--------------------------------|------------------------------------------|------------------------------|--------------------------|--------------------------------|--------------------------------|------------------------------------------|
| Объем корня, см <sup>3</sup> | Корневая система, мм/мин | Листовая поверхность           |                                | Интенсивность микоризообразования, баллы | Объем корня, см <sup>3</sup> | Корневая система, мм/мин | Листовая поверхность           |                                | интенсивность микоризообразования баллов |
|                              |                          | 1-й лист 1-го пророста, мм/мин | 1-й лист 2-го пророста, мм/мин |                                          |                              |                          | 1-й лист 1-го пророста, мм/мин | 1-й лист 2-го пророста, мм/мин |                                          |
| 18,9                         | 1072,0                   | 150                            | 30                             | 1                                        | 18,6                         | 961,3                    | 29                             | 16                             | 0                                        |

Полученные данные (табл. 59 и 60) показали повышенное количество фосфора как в корневой системе, так и в листьях у сеянцев, имеющих микоризу на своих корнях. На основании этих же таблиц можно заключить, что мы имели дело при микотрофии не просто с увеличением адсорбирующей поверхности,

Таблица 60

*Поглощение  $P^{32}$  микоризными и немикоризными двухлетними сеянцами дуба (среднее на растение)*

| Сеянцы с микоризой                      |                          |                              |                        |                                          | Сеянцы без микоризы                     |                          |                              |                                          |
|-----------------------------------------|--------------------------|------------------------------|------------------------|------------------------------------------|-----------------------------------------|--------------------------|------------------------------|------------------------------------------|
| объем корневой системы, см <sup>3</sup> | корневая система, мм/мин | листовая поверхность, мм/мин | форма и цвет микоризы  | интенсивность микоризообразования, баллы | объем корневой системы, см <sup>3</sup> | корневая система, мм/мин | листовая поверхность, мм/мин | интенсивность микоризообразования, баллы |
| 21,7                                    | 1011,6                   | 18,8                         | Кеглевидная бесцветная | 1                                        | 21,6                                    | 920,6                    | 10,9                         | 0                                        |

а с метаболическими процессами. Микоризные корешки не адсорбируют поглощенный фосфор в грибном чехле, а снабжают им растение-хозяина и при этом бóльшем количестве, чем немикоризные. Наши данные были впоследствии подтверждены Тарабриным (1957).

Одного увеличения активной поглощающей поверхности корня еще недостаточно для полного представления об ее роли в жизни растений. Огромное значение имеет также и то количество ее, которое приходится на долю другой, не менее важной — ассимилирующей поверхности листьев. Проведенное нами определение площади листовой поверхности у микоризных и немикоризных однолетних сеянцев дуба показало, что у растений с микоризой на единицу листовой поверхности приходится больше как общей, так и рабочей поглощающей поверхности корня (табл. 61).

Таблица 61

*Величина листовой поверхности и поглощающей поверхности корня у микоризных и немикоризных однолетних сеянцев дуба (среднее на сеянец)*

| Вариант                | Общая поверхность, м <sup>2</sup> | Рабочая поверхность, м <sup>2</sup> | Недействительная поверхность, м <sup>2</sup> | Листовая поверхность, см <sup>2</sup> |
|------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------------------|---------------------------------------|
| Сеянцы с микоризой . . | 12,745                            | 2,52732                             | 10,21828                                     | 174,0                                 |
| Сеянцы без микоризы    | 11,3543                           | 2,26783                             | 9,07697                                      | 174,2                                 |

Такие сеянцы, по-видимому, находятся в лучших условиях и могут не только удлинить период своего развития в вегетационном сезоне, но и обеспечить себя бóльшими запасами питательных веществ на следующий год.

Определяя у сосны отношение общей поверхности корней к листовой, Лобанов (1953) указывал на слабое развитие корневой системы у лесных деревьев. У автора отношение поглощающей поверхности к испаряющей было меньше единицы.

Отметим, что корневые волоски им не учитывались. По-видимому, такое соотношение верно для деревьев взрослых насаждений. У одногодичных сеянцев дуба это отношение резко меняется и корневая система развита гораздо лучше надземной части. К таким же выводам пришел Колесников (1953), изучавший биологические особенности корневой системы молодых яблонь в связи с ростом надземной части. По его данным, поверхность корней превышала площадь листьев в среднем от 2 до 6,2 раза.

Отношение листовой поверхности к корневой как поглощающей поверхности корня связано со степенью микоризности и проявлялось наиболее четко на растениях с высшим баллом микоризы (табл. 62). Наши данные подтверждаются Кузнецовым

(1950), который также отмечал, что при наличии хорошо развитой микоризы величина корневой системы однолетнего дуба превышает надземную в 27 раз.

Таблица 62

Влияние степени микоризности на физиологию однолетних сеянцев дуба  
(среднее на растение)

| Степень микоризности, баллы | Листовая поверхность, см <sup>2</sup> | Объем, корня, см <sup>3</sup> |                   |                                         | Поглощающая поверхность боковых корней с тонкими разветвлениями, м <sup>2</sup> /см <sup>3</sup> корня |         |                  | Отношение листовой поверхности к поверхности поглощения, м <sup>2</sup> /см <sup>2</sup> |          |                  | Общий сухой вес сеянца, г |
|-----------------------------|---------------------------------------|-------------------------------|-------------------|-----------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------|------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|----------|------------------|---------------------------|
|                             |                                       | общий                         | стержневого корня | боковых корней с тонкими разветвлениями | общая                                                                                                  | рабочая | недействительная | общая                                                                                    | рабочая  | недействительная |                           |
| 0                           | 174,4                                 | 8,94                          | 6,44              | 2,50                                    | 1,97                                                                                                   | 0,52    | 1,45             | 1 : 15,3                                                                                 | 1 : 77,0 | 1 : 19,2         | 5,67                      |
| 1,7                         | 174,0                                 | 9,73                          | 6,72              | 3,01                                    | 2,01                                                                                                   | 0,61    | 1,39             | 1 : 13,7                                                                                 | 1 : 69,2 | 1 : 17,2         | —                         |
| 3                           | 202,5                                 | 11,55                         | 7,40              | 4,14                                    | 2,009                                                                                                  | 0,74    | 1,27             | 1 : 13,1                                                                                 | 1 : 55,5 | 1 : 16,6         | 6,72                      |

Полученные нами данные по физиологии микоризных и немикоризных сеянцев в известной степени объясняют причину лучшего развития микоризных растений.

Наличие повышенной активной корневой поверхности поглощения у микоризных растений, особенно преобладание ее над ассимилирующей поверхностью, создает предпосылки для лучшего поглощения воды и питательных веществ, удлиняя период вегетации сеянцев. Сеянцы с микоризой дольше сохраняют зеленую окраску листы и медленнее желтеют. Соответственно улучшается и развитие сеянцев, выражающееся в увеличении общего сухого веса.

Значительный эффект наблюдается лишь у сеянцев с интенсивно развитой микоризой на корнях (табл. 62). Слабо развитая микориза такого действия не оказывает. Впоследствии наши наблюдения были подтверждены Шубиным (1957), который указывал, что единичные развившиеся микоризы не влияли положительно на рост и общее состояние сеянцев и последние погибали на третий год жизни.

Предполагая, что активность функционирующей микоризы тесно связана с ее морфолого-анатомическим строением, мы поставили некоторые опыты, выясняющие влияние этих факторов на активную поглощающую поверхность и накопление хлорофилла у сеянцев дуба и сосны.

При работе с дубовыми сеянцами была поставлена цель выяснить действие различных микоризообразующих грибов, вносимых вместе с лесными почвами.





Рис. 47. Тип черной микоризы дуба

Вносимые лесные почвы содержали дубовые корни со следующими типами микориз.

1. Микоризы темноцветные почти черного цвета (рис. 47) небольшого размера, кеглевидной формы. Грибной чехол негладкий, довольно тонкий, с отходящими от него темноцветными гифами с пряжками.

2. Микоризы серно-желтого цвета, удлиненные, довольно крупного размера, разветвленные (рис. 48). Грибной чехол плотный, очень толстый, с отходящими от него редкими такого же цвета, как и микоризы, гифами без пряжек. Верхний конец клеток мицелия, откуда отходят боковые ответвления, вздутый. На поверхности оболочки выделен обильный эксудат.



Рис. 48. Тип серно-желтой микоризы дуба

3. Микоризы розового цвета, обесцвечивающиеся при фиксации спиртом, удлиненные, крупные, ветвящиеся (рис. 49). Грибной чехол довольно толстый, но рыхлый, негладкий с отходящими от него редкими бесцветными гифами без пряжек.

Все лесные почвы принадлежали к дерново-подзолистым типам. Опыт проводился в песчаных культурах со средой Гельригеля.



Рис. 49. Тип розовой микоризы дуба

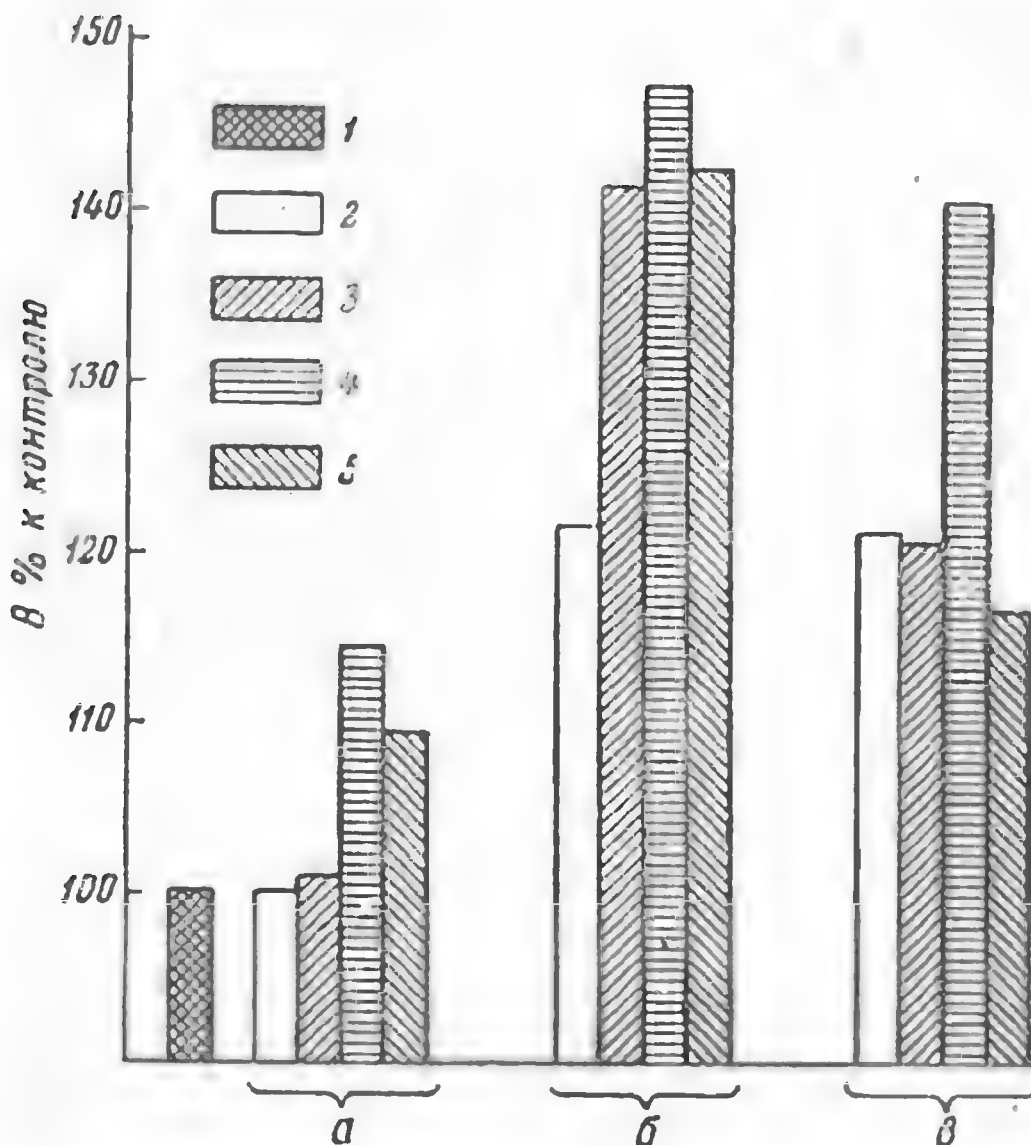


Рис. 50. Действие различного типа микоризообразующих грибов на развитие однолетних сеянцев дуба

а — внесена лесная почва, содержащая корни с черной микоризой; б — внесена лесная почва с желтой микоризой; в — внесена лесная почва с розовой микоризой; 1 — контроль; 2 — высота сеянца, см; 3 — сухой вес сеянца, г; 4 — рабочая поглощающая поверхность,  $\text{м}^2/\text{см}^3$ ; 5 — количество хлорофилла,  $\text{мг}/\text{г}$  сухого веса

Наблюдения, проведенные нами в течение первого вегетационного сезона, показали, что развитие сеянцев в вариантах с внесенными различного типа микоризами проходило неодинаково. Лучше развивались сеянцы в вариантах, где были внесены лесные

почвы, содержащие корни со светлыми микоризами, которые имели также увеличенную активную поверхность поглощения корней и количество хлорофилла в листьях (рис. 50). Эта закономерность сохранилась и в последующие два вегетационных сезона. Диаграмма составлена в процентах к контролю, которым для каждого варианта служил кварцевый песок со средой Гельригеля и почвенным раствором, полученным из соответствующей лесной почвы. В первый год опыта микоризы одинакового типа с внесенными образовались только в вариантах, где были добавлены лесные почвы, содержащие корни с черными и розовыми микоризами. В третьем вегетационном сезоне наблюдалось уже образование и желтой микоризы. По данным, представленным на рис. 51, видно, что сеянцы с желтой микоризой на корнях имели лучшие показатели, чем сеянцы с розовой микоризой. Указанное отличие между сеянцами зависело от

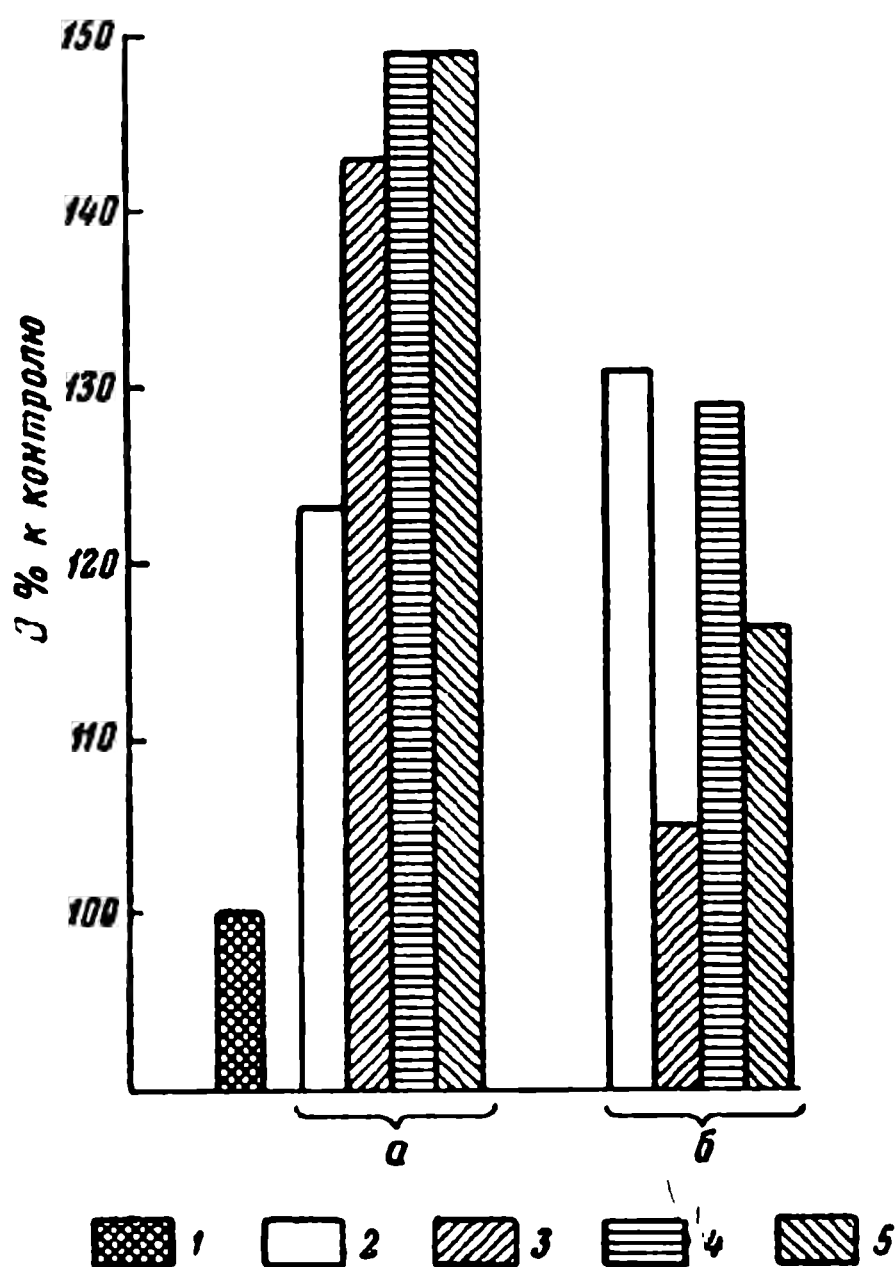


Рис. 51. Действие микоризообразующих грибов на трехлетние сеянцы дуба

а — внесена лесная почва, содержащая корни с желтой микоризой; б — внесена лесная почва с розовой микоризой; 1 — контроль; 2 — высота сеянца, см; 3 — сухой вес сеянца, г; 4 — рабочая, поглощающая поверхность корня, м²/см³; 5 — количество хлорофилла, мг/г сухого веса

действия микоризообразующих грибов, в чем убеждают данные (рис. 52), в которых представлены показатели сеянцев с микоризой и сеянцев, не образовавших микоризу и выросших в одних и тех же лесных почвах, где, следовательно, возможное влияние самой почвы с включенной в нее микрофлорой исключалось. Были поставлены также опыты, в которых мы пытались связать строение микориз с их функцией. В этом случае опыты проводились в вегетационных условиях с двухлетними сеянцами сосны. Сеянцы выращивались в нестерильной и стерилизованной

дерново-подзолистых почвах, но с добавлением лесной почвы из-под сосновых сеянцев. При снятии опытов были обнаружены сеянцы с микоризой и без микоризы. У сеянцев с микоризой наблюдалось образование трех типов микориз, различающихся между собой по цвету, толщине и строению чехла и по глубине

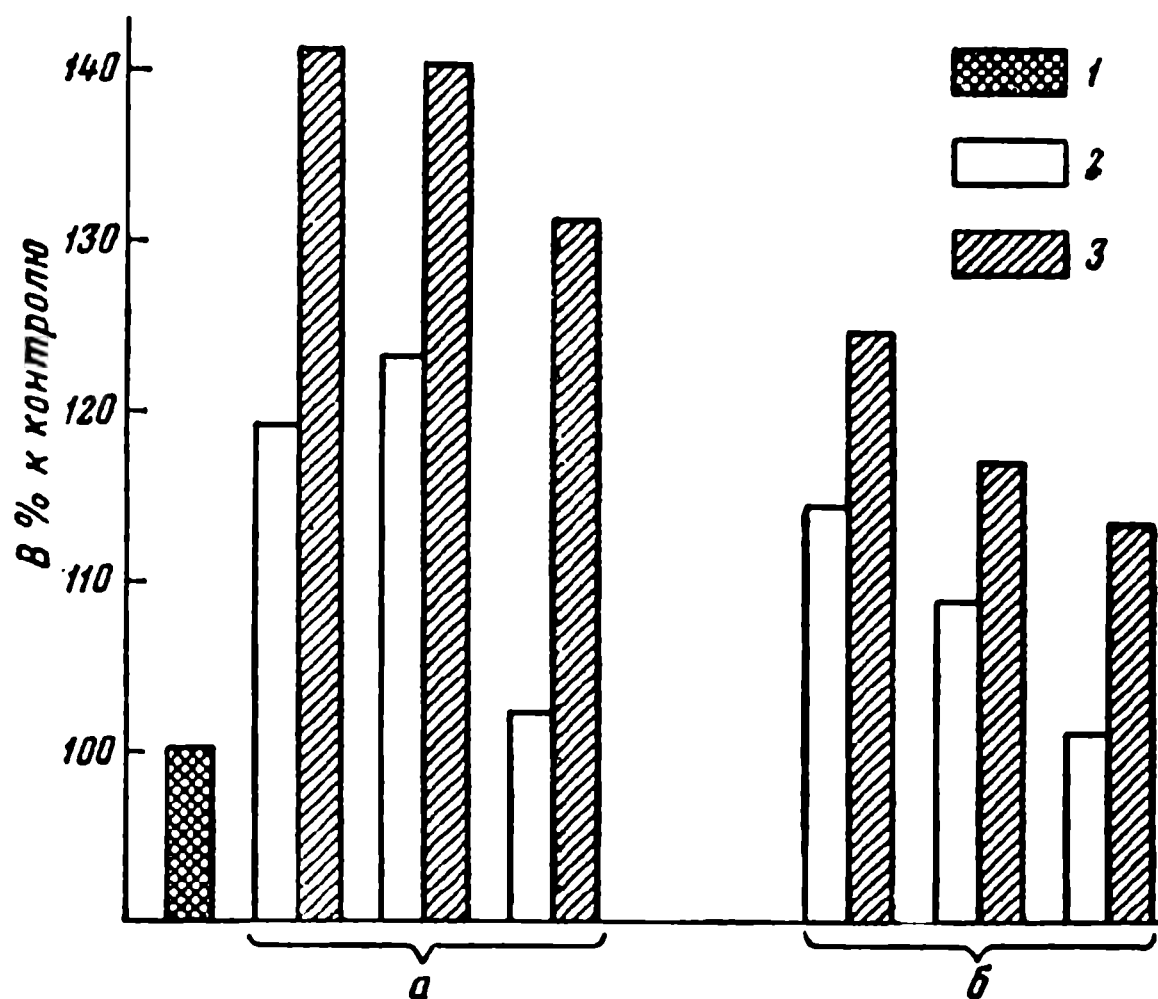


Рис. 52. Действие микоризообразующих грибов на однолетние сеянцы дуба

а — внесена лесная почва, содержащая корни с желтой микоризой; б — внесена лесная почва с розовой микоризой; 1 — контроль; 2 — сеянцы без микоризы; 3 — сеянцы с микоризой

проникновения сети Гартига. В варианте с внесенной лесной почвой образовалась микориза кремового цвета с довольно толстым грибным чехлом и отходящими от него гифами. Сеть Гартига не проникала далее одного-двух слоев коровой паренхимы. В варианте, где лесная почва не вносилась, образовались два других типа микориз. У одних грибной чехол был гладкий, темного цвета и с сетью Гартига, распространяющейся до центрального цилиндра. Другие микоризы были бесцветные, с более толстым грибным чехлом, но с сетью Гартига, проникающей только на один-два слоя клеток коровой паренхимы.

Полученные данные (табл. 63) показывают, что сеянцам, у которых микоризы имели более толстый грибной чехол с отходящими от него гифами и неглубоко проникающую сеть Гартига, присуща более активная поглощающая поверхность и больший общий объем корня. Сеянцы, несущие такие микоризы на своих корнях, содержат повышенное количество хлорофилла в листьях



и имеют больший сухой вес по сравнению с сеянцами, на корневых системах которых образовалась микориза с гладким и более тонким чехлом. Глубина проникновения сети Гартига также играла роль. Сеянцы с микоризой, у которых сеть Гартига доходила до центрального цилиндра, имели меньшую активную поверхность поглощения, меньший объем корня и количество хлорофилла.

На основании проведенных опытов с сеянцами сосны и дуба, несущих на своих корнях различного типа и строения микоризы, можно предположить, что активная поглощающая поверхность корня, а отсюда развитие сеянцев с микоризами тесно связаны с морфолого-анатомическим строением микориз и с видом гриба, их образующих. Активность микориз зависит и от цвета гиф, их образующих. Более вирулентны микоризы светлого цвета и менее активны темноцветные, что, по-видимому, связано с проницаемостью оболочек темноокрашенного мицелия.

В последнем случае полученные нами данные о повышенной активности светлых микориз по сравнению с темноокрашенными несколько расходятся с наблюдениями Сobotка (1957), который приходит к противоположному мнению, считая, что темноокрашенные микоризы активнее светлых. В то же время зависимость плохого роста *Pinus strobus* от наличия на корнях микориз с тонким грибным чехлом и одновременным сильным развитием сети Гартига наблюдали Буллард и Доминик (Bouillard a. Dominik, 1958).

### **ПОГЛОЩЕНИЕ И ПЕРЕНОС ГИФАМИ МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ К РАСТЕНИЮ-ХОЗЯИНУ**

Возможность переноса гифами микоризообразующих грибов минеральных веществ (N, P, K) на большие расстояния была подтверждена Худяковым (1952, 1953а, 1953б) с грибом *Neurospora*. Выращивая *Neurospora* в длинных трубках (300 мм длины), в один конец которых вводились минеральные питательные вещества, ученый наблюдал, что рост мицелия не прекращался и равнялся 90 мм в сутки. На основании этих опытов Худяков заключил, что из сильно разбавленных растворов минеральные соли передаются по плазме клеток к растущим окончаниям на большие расстояния (300 мм). Мелин (1925), выращивая до трехлетнего возраста сеянцы сосны и ели в чистых культурах при применении в качестве источника азота  $\text{NH}_4\text{Cl}$ , наблюдал хорошее развитие только тех сеянцев, сосущие корешки которых были преобразованы в микоризы.

Метод меченых атомов открывает широкие перспективы для исследования микотрофии. Особое значение метода состоит в возможности прямого наблюдения поглощения питательных

веществ микоризными окончаниями. Метод меченых атомов был довольно широко применен для изучения микотрофии древесных пород. Работы Мелина и Нильсона, проводимые при помощи радиоактивных изотопов, более интересны и показательны, чем предыдущие (1950, -1952). Ученые установили возможность переноса гифами микоризообразующего гриба *Boletus variegatus* изотопов  $P^{32}$  и  $N^{15}$  в сеянцы сосны *Pinus silvestris*.

В дальнейшем, применив этот метод, Мелин и Нильсон (1955) показали, что *Boletus variegatus* обладает такой же функцией и по отношению  $Ca^{45}$ , а Мелин, Нильсон и Хэгкайло (1958) установили значительное поглощение  $Na^{22}$  гифами гриба *Rhizopogon roseolus* из  $NaCl$  и перенос его в микоризу, ткани корня и надземные части *Pinus virginiana*. Кроме того, Мелин и Нильсон (1954) показали, что и гифы гриба *Cortinarius glaucopus* также способны поглощать и переносить к сосне *Pinus silvestris* изотоп фосфора  $P^{32}$ . Указанные опыты доказывают, что гифы грибов заменяют при поглощении и переносе  $K$ ,  $Na$ ,  $Ca$ ,  $P$  и  $N$  корневые волоски растений и эта способность является, по-видимому, законной функцией грибов-микоризообразователей. На основании этих данных Мелин (1959а) заключает, что микоризообразующие грибы способны переносить и другие катионы. Мелин и Нильсон (1953) установили также способность гиф микоризообразующих грибов поглощать и переносить симбионту не только азот минеральных соединений, но и недезаминированную в виде органической формы глютаминовую кислоту, которая высшими растениями не усваивается.

Так как методика этих работ представляет некоторый интерес, стоит остановиться на ней несколько подробнее.

В широкогорлую колбу Эрленмейера емкостью 500 мл насыпался промытый крепкой соляной кислотой песок в количестве 160 г на колбу. В песок около стенки колбы помещалась стеклянная чашечка со средой диаметром 3,5 см и высотой 1,8 см. Песок увлажнялся раствором питательных солей. Колбы стерилизовались, после чего в каждую высаживалось одно асептированное проросшее семя сосны. Спустя четыре месяца чашечка заражалась мицелием гриба, который, разрастаясь, перерастал через край чашечки и, развиваясь в колбе, через два месяца образовал обильную микоризу на корнях сеянца (рис. 53). После образования микоризы в чашечку добавлялись соответствующие изотопы. Через два дня мицелий отрезался от края чашечки, растение вынималось, и стебель, иглы и корни шли на определение. Образцы примерно брались по следующей схеме (приведено для фосфора, рис. 54).

Вначале пересчет производился на единицу объема, при этом объем сегментов определялся на волюмометре, затем последние растирались в ступке, и радиоактивность массы подсчитывалась под счетчиком Гейгера — Мюллера. Впоследствии авторы



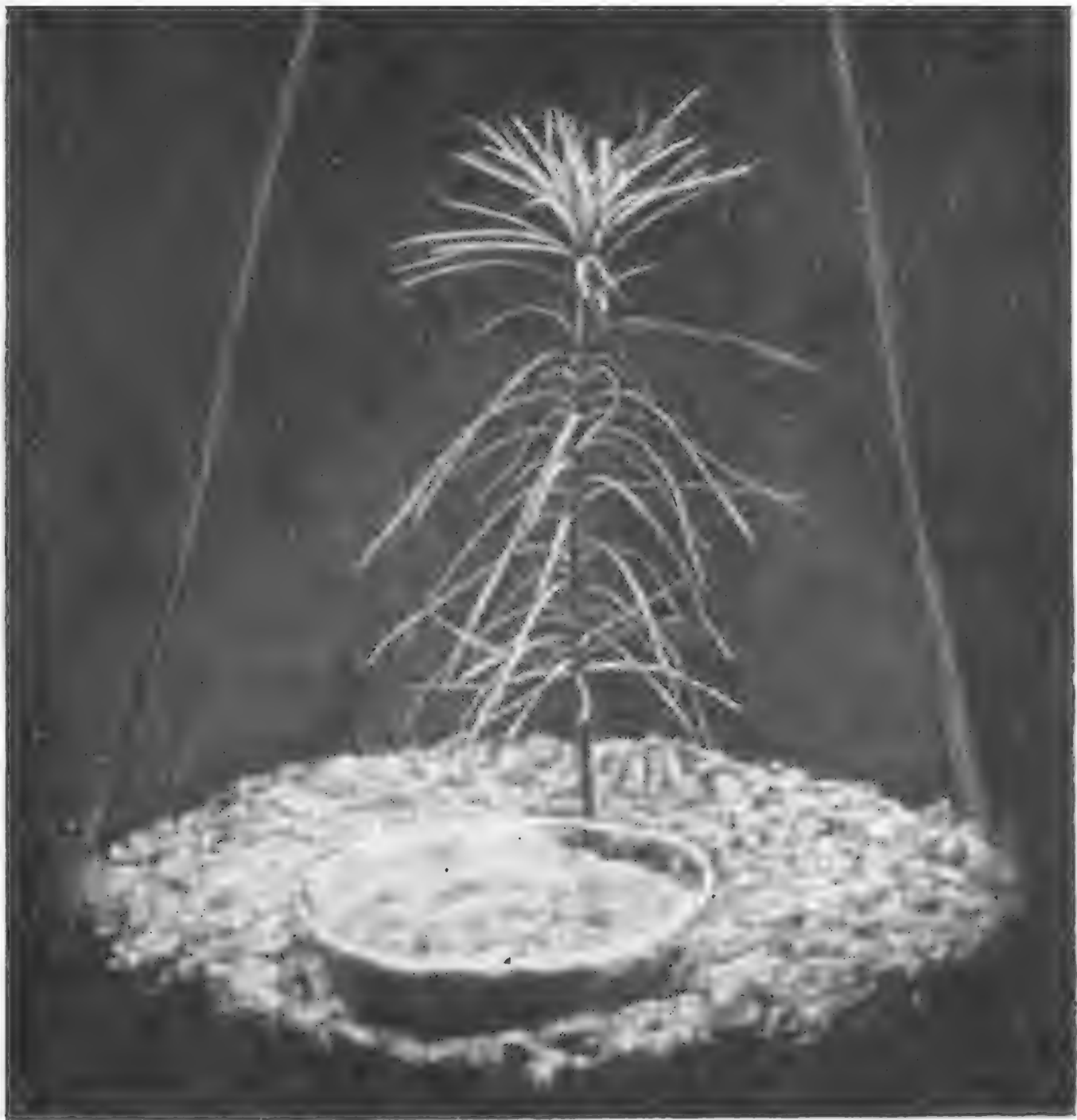


Рис. 53. Постановка опыта поглощения изотопов сеянцами сосны *Pinus silvestris* L. посредством микоризообразующих грибов (по Мелину и Нильсону, 1950)

стали делать пересчет на сухой вес. Результаты эксперимента Мелина показали высокое содержание изотопов в микоризных окончаниях.

На основании того, что изотопы вносились только в чашечки с грибом, а были обнаружены в корнях, стеблях и иглах, авторы заключили, что грибница, образующая микоризу сеянцев сосны, является для растений передатчиком внесенных изотопов.

Большую роль при поглощении ионов указанных солей, в частности фосфора, играет строение поверхности грибного чехла. По данным Стоуна (Stone, 1950), микоризы *Pinus radiata* с отходящими от чехла гифами за счет увеличения при помощи их адсорбирующей поверхности накапливали общего поглощенного, а растения и общего перенесенного фосфора в большем количестве, чем гладкие.

Факт усиленной адсорбции питательных веществ отделенной корневой системой, несущей микоризы, отметили также Крамер

и Вильбур (Kramer a. Wilbur, 1949) и Харли и Мак-Креди (Harley a. McCready, 1950). Ученые установили, что накопление  $P^{32}$  у бука и сосны идет с большей скоростью в микоризных окончаниях. Диаграмма из работ Харли и Мак-Креди (1950) наглядно демонстрирует разницу

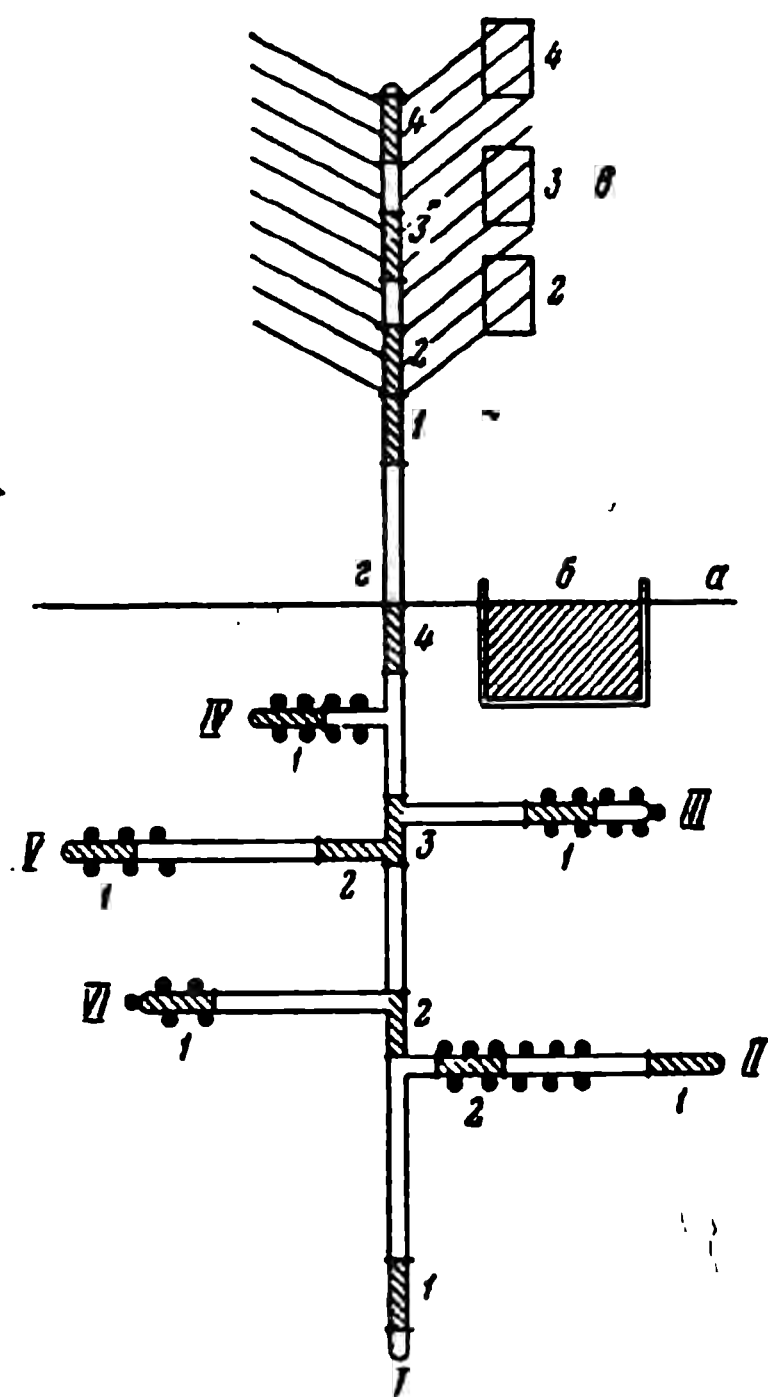


Рис. 54. Схема взятия образцов для определения изотопов, поглощенных при помощи микоризообразующих грибов сеянцами сосны

а — внешняя фаза — песок + питательные соли; б — сосуд с песком + питательные соли, в который вносилась культура гриба; в — хвоя; г — стебель, I и II — немикоризные корешки; III — VI — микоризные корешки; 1, 2, 3, 4 — сегменты, в которых определялось количество изотопов

в накоплении радиоактивного фосфора микоризами по сравнению с немикоризными корешками (рис. 55). Накопление  $P^{32}$  корешками сосны представлено в работе Крамера и Вильбура (1949) в виде автордиограммы, на которой нанесены подсчеты по счетчику Гейгера — Мюллера. На основании своих опытов Крамер и Вильбур (1949) считали, что увеличение количества фосфора является результатом высокой метаболической активности. В своей последующей работе, изучая действие различных ингибиторов дыхания на накопление радиоактивного фосфора микоризными и немикоризными окончаниями, Крамер (1951) предположил, что микоризы к ингибиторам более чувствительны. К такому же выводу пришли Харли и Мак-Креди (1952а), применив в качестве ингибитора дыхания фталатный буфер и цианид калия и заменив кислород на азот. В дальнейшем ученые исследовали распределение поглощенного микоризами фосфора в корнях между растением и грибом.

Данные Харли и Мак-Креди (1952а, 1952б) показали, что наибольшее накопление ионов  $P^{32}$

имеет место для большинства соединений в самом чехле (90%), а не на тканях корня (10%). Щелочные металлы и аммоний, по данным Вильсона (цит. по Харли, 1959), более мобильны, чем фосфор, и большой диспропорции в их содержании между грибной тканью и тканью корня не наблюдается. Радиоактивный рубидий также распространялся почти равномерно после адсорбции.

Интересна методика, примененная Харли и Мак-Креди. После экспозиции в  $P^{32}$  корешок помещался под микроманипулятор, и грибной чехол осторожно снимался с корня. Для этого делались четыре продольных разреза и внедрением тонкого скальпеля между чехлом и корнем производилось расчленение. Таким образом авторы получали грибной чехол и корень, наружные клетки коры которого содержали гифы, образующие сеть Гартига между клетками, и некоторое количество гиф, проникших во внутрь клетки. Выбранный объект — микоризы бука — имел довольно большую величину (0,1—0,5 см) и толщину грибного чехла (30—40 мк), составляющую 39% от общего сухого веса микоризы. Кроме того, грибной чехол легко отделялся от остальной корневой ткани микориз, что давало возможность изучать поведение отдельных составляющих компонентов микоризы — корня и грибного чехла.

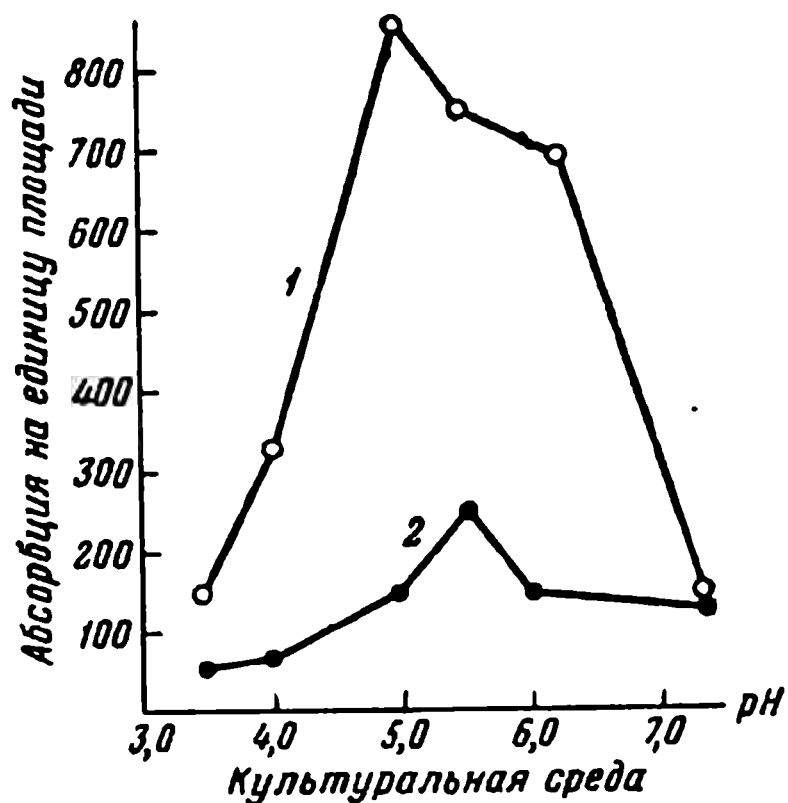


Рис. 55. Количество фосфора, поглощенного на единицу площади микоризными и немикоризными окончаниями бука (по Харли и Мак-Креди, 1950)  
1 — микоризные окончания; 2 — немикоризные корешки

Повышенную поглощающую способность минеральных веществ микоризообразующими грибами Шталь (1900) связывал с высоким хемотрофизмом и транспирацией. В свете последних данных физиологов растений, адсорбция корнями минеральных веществ зависит от метаболических процессов и в основном от дыхания. Поглощение же солей микоризами до сих пор рассматривалось, за исключением Крамера, Вильбура и нас (Шемаханова, 1955а), как физические процессы диффузии и адсорбции за счет увеличения поверхности поглощения (Хэч, 1937).

В настоящее время большая работа, выясняющая условия поглощения микоризой питательных веществ и переноса их растению-хозяину, выполненная Харли и Харли совместно с Мак-Креди и Брайерлай (Харли, 1959) на срезанных корешках бука, с достаточной ясностью показала, что первопричиной поглощения и переноса ионов в микоризах являются метаболические процессы.

Ученые нарисовали довольно убедительную картину механизма адсорбции, а главное переноса ионов в ткани корня растения, а сам Харли коррелировал полученные данные с условиями, существующими в природе.

## СКОРОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ СОЛЕЙ МИКОРИЗАМИ

Скорость поглощения Р и К из питательных солей микоризными окончаниями (Харли, 1959) зависит от факторов, действующих на скорость метаболизма, а именно от температуры и снабжения кислородом. По Вильсону (цит. по Харли, 1959), она очень низка при 0°, но для калия увеличивается с повышением температуры до 15°, а затем быстро падает. Для фосфора оптимум поглощения находится при температуре 15—18°, однако эффект действия температуры замечается и выше 20°. Адсорбция микоризой ионов Р, К и  $\text{NH}_4$  в сильной степени зависит и от снабжения кислородом. При содержании кислорода ниже 3% адсорбция полностью подавляется. Максимального уровня она достигает при 21%  $\text{O}_2$ , т. е. при концентрации, равной содержанию кислорода в воздухе. Различные ингибиторы и яды, воздействуя на процессы, освобождающие энергию в тканях (дыхание и особенно действие энзимов), также влияют на поглощение солей грибным чехлом.

Большое значение имеет концентрация растворов солей во внешней среде. Из разбавленных растворов скорость адсорбции пропорциональна времени их действия, но при продолжительном их действии скорость адсорбции падает. При высокой концентрации растворов скорость поглощения менее заметна, так как наблюдается большая начальная скорость поглощения. За счет метаболической деятельности микоризы относит Харли и наблюдения Вильсона (цит. по Харли, 1959) о способности микоризы избирать катионы из смешанных растворов. Из катионов Na, K, Rb и  $\text{NH}_4\text{Cl}$ , находящихся в смешанных растворах, быстрее всего поглощается K, даже тогда, когда микориза содержит его в своих тканях до 70 мкг на 100 мг сухого веса; и хотя его адсорбция редуцирована, она все же во много раз больше, чем Na (табл. 64).

Вещества, препятствующие нормальному метаболизму дыхания и действию энзимов, например цианид калия, азид калия, 2—4-динитрофенол, диэтилдитиокарбамид и иодистоуксусный натрий, оказывают такое же влияние и на поглощение солей микоризой. Действие всех указанных веществ одно и то же и зависит от концентраций.

Однако они действуют на микоризы несколько иначе, чем на другие живые ткани растений, способные к поглощению питательных солей. В то время как азид натрия в концентрации  $10^{-3}$  М уменьшает поглощение тканями корня  $\text{O}_2$  до 80%, у микоризы бука увеличивается адсорбция  $\text{O}_2$  и усиливается выделение  $\text{CO}_2$ , что подымает RQ до значительной величины. Количество выделявшейся  $\text{CO}_2$  превышает количество адсорбированного  $\text{O}_2$ .

Адсорбция (24 часа при 15°) микоризой К и Na из растворов хлористых солей щелочных металлов (Вильсон, цит. по Харли, 1959)

| Раствор солей         | Адсорбция К                      |                    | Адсорбция Na                     |                    |
|-----------------------|----------------------------------|--------------------|----------------------------------|--------------------|
|                       | мкг эквиваленты на 100 мг/корней | процент к контролю | мкг эквиваленты на 100 мг/корней | процент к контролю |
| 0,1 mM KCl . . . . .  | 1,68                             | 100                | —                                | —                  |
| 0,1 mM NaCl . . . . . | —                                | —                  | 0,41                             | 100                |
| 0,1 mM KCl . . . . .  | 1,37                             | 82                 | 0,06                             | 14                 |
| 0,1 mM NaCl . . . . . | —                                | —                  | —                                | —                  |

В связи с этим Харли предполагает, что микориза имеет тотальное дыхание, не зависящее ни от цитохромо-оксидазной активности, ни от железо- и медьсодержащих оксидаз. Ссылаясь на Дженнинга (Jennings, 1959), Харли пишет, что скорость процесса дыхания у микоризы ограничена за счет снабжения веществами, образующими высокоэнергетические фосфорные соединения. Когда при помощи азиды натрия или динитрофенола процессы фосфорилирования и окисления разъединены, скорость дыхания в тканях может значительно увеличиться. Однако цитохромная система в небольших количествах существует в микоризе, и дегидрогеназа цитохрома была извлечена Ризом из грибного чехла микоризы бука (Rees, 1958). В связи с этим Харли считает, что, помимо цитохромной системы, у микориз бука существуют другие оксидазные системы, действие которых стимулирует ингибитор.

Рубин и Обручева (1954) также установили, что аэробное дыхание мицелия *Boletus edulis* осуществляется на 80% флавиновыми ферментами остаточного дыхания и только 20% приходится на долю металлосодержащих оксидаз, которые представлены полифенолоксидазой. У *Boletus subtomentosus* дыхание также на 60% осуществляется флавиновыми ферментами. У *Boletus luteus*, наоборот, дыхание полностью связано с деятельностью металлосодержащих ферментов.

Поскольку дыхание имеет огромное значение в процессах метаболизма, Харли, Мак-Креди и Брайерлай (Харли, 1959) связали вопрос дыхания с поглощением питательных солей микоризой. Ученые установили, что степень дыхания зависит от доступности веществ, способных образовывать высокоэнергетические соединения фосфора. По их данным, фосфор, адсорбированный и синтезированный в органические соединения, будет особенно эффективен, причем величина дыхания будет зависеть от

количества поглощенной соли. Отношение между метаболизмом дыхания и адсорбцией солей микоризными окончаниями бука Харли мыслит через фосфорилирующий механизм, а не через оксидазную систему.

Вопросом дыхания микориз занимались также Рутен и Даусон (1943), Самцевич и Катеринич (1954) и Смирнова (1959). Рутен, Даусон и Смирнова пришли к таким же выводам, что и Харли, указывая на повышенную дыхательную способность микориз и связывая это с лучшим использованием грибами минеральных веществ почвы. Самцевич и Катеринич, наоборот, отмечали понижение интенсивности дыхания у микориз. Однако методика Самцевича и Катеринич не безупречна, так как фактически контроля, т. е. немикоризных корешков в их опытах не было.

С целью доказательства продвижения фосфора через гифы гриба в ткань хозяина Харли и Брайерлай (Harley a. Briarly, 1954) поставили опыты, демонстрирующие зависимость продвижения и распределения фосфора от процессов метаболизма. Исследователи в начале погружали микоризные корешки в раствор радиоактивного фосфата низкой концентрации, а затем переносили в раствор буфера без фосфата и наблюдали в различных условиях скорость передвижения его по количеству  $P^{32}$ , накопленного в клетках хозяина. Скорость передвижения определялась в отчлененных тканях грибного чехла и корня и зависела от температуры и содержания кислорода, т. е. от тех же факторов, которые влияли и на поглощение  $P^{32}$  гифами грибного чехла. Процесс переноса  $P^{32}$  замедлялся, когда на корни воздействовали низкой температурой или малым содержанием  $O_2$ , и восстанавливался при создании соответствующих условий. Ученые показали, что в больших концентрациях фосфата вначале в ткань хозяина перемещается преимущественно непосредственно поглощаемый фосфор, а затем, уже переходя в мобильную форму, фосфор, поглощенный ранее. В слабых концентрациях фосфата, наоборот, идет слабое перемещение ранее адсорбированного фосфора, которое с увеличением концентрации уменьшается.

Харли (1959), пытаясь выяснить и расчленив роли двух возможных путей получения фосфора через грибной чехол, т. е. диффузного поглощения и поглощения гифами чехла, в почвенных условиях сопрягает процессы передвижения фосфора из чехла в ткань хозяина с температурой и концентрацией фосфата. Автор указывает, что если температурный коэффициент адсорбции фосфата одинаков у тканей корня и грибного чехла, величина которого около 2 и не зависит от концентрации фосфора, то для распределения в тканях фосфора, поглощенного микоризой, положение это остается в силе только до известных пределов. При низких и высоких концентрациях фосфора значение температурного

коэффициента то же и не зависит от концентрации раствора, но при средней концентрации фосфата, равной 3,23 *тМ*, изменение температуры на низкую (2,5°) уменьшало пропорцию фосфора, поглощенного грибным чехлом, и увеличивало ее в тканях корня.

Механизм переноса поглощенных ионов от грибного чехла к тканям корня хозяина Харли и Мак-Креди (19526) изучали только для фосфора, применяя различные концентрации буферных растворов фосфата  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , меченных по  $\text{P}^{32}$ . Ученые показали, что ткань хозяина может получать фосфор двумя путями: диффузией через пространства, имеющиеся между гифами чехла и непосредственно через гифы гриба, составляющие чехол, причем гифы грибного чехла осуществляют контроль поступления фосфора в ткань хозяина в зависимости от концентрации раствора.

Таблица 65

*Влияние грибного чехла на поглощение фосфора из растворов различной концентрации (Харли и Мак-Креди, 19526)*

Срезы 0,5—1,5 мм толщиной, продолжительность эксперимента 7 час.  
Результат выражен в *мкг Р* на 100 *мг* сухой ткани микориз

| Концентрация Р, <i>тМ</i>                                                                                      | 0,004          |      | 0,032          |      | 0,32           |       | 3,23           |      | 32,3           |      |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|------|----------------|------|----------------|-------|----------------|------|----------------|------|
| Обработка микоризы                                                                                             | целая микориза | срез | целая микориза | срез | целая микориза | срез  | целая микориза | срез | целая микориза | срез |
| Р в целой микоризе . . .                                                                                       | 4,67           | 7,85 | 17,7           | 35,6 | 63,0           | 124,5 | 190            | 239  | 407            | 460  |
| Р в грибном чехле . . .                                                                                        | 4,35           | 6,20 | 16,1           | 27,5 | 56,0           | 94,6  | 146            | 141  | 258            | 267  |
| Р в тканях корня . . .                                                                                         | 0,32           | 1,65 | 1,5            | 8,1  | 7,0            | 29,9  | 44             | 98   | 149            | 193  |
| Р в процентах в грибном чехле . . . . .                                                                        | 93,0           | 79,0 | 91,5           | 77,0 | 89,0           | 76,0  | 77             | 59   | 64,5           | 58   |
| Вычисленное отношение <span style="float:right">срез</span><br><span style="float:right">целая микориза</span> |                |      |                |      |                |       |                |      |                |      |
| Общее . . . . .                                                                                                | 1,68           |      | 2,03           |      | 1,98           |       | 1,26           |      | 1,13           |      |
| Чехол . . . . .                                                                                                | 1,43           |      | 1,71           |      | 1,69           |       | 0,96           |      | 1,03           |      |
| Растение-хозяин . . . . .                                                                                      | 5,05           |      | 5,50           |      | 4,27           |       | 2,23           |      | 1,30           |      |

Ученые приводят данные (табл. 65) поглощения фосфора целой микоризой, снятым с нее грибным чехлом и оставшимися тканями хозяина. Как видно, накопление фосфора снятым грибным чехлом не только его поверхностью (целая микориза), но и всей тканью чехла больше, чем тканями корня. При малых концентрациях фосфора эффект особенно заметен. С увеличени-



ем концентрации раствора разница между поглощением отделенного грибного чехла и чехла, находившегося в целой микоризе, так же как и между отделенной тканью хозяина и находящейся в связи с грибным чехлом, заметно снижается. Следовательно, фосфат легче передвигается через грибной чехол при высокой концентрации раствора, чем при низкой, так как в этом случае чехол в меньшей степени уменьшает адсорбцию фосфора тканями корня (см. поглощение фосфора отчлененными тканями корня при концентрации фосфора 0,004 и 32,3 *mM*).

Т а б л и ц а   66

*Действие низких температур на поглощение фосфора буковой микоризой и составляющими ее компонентами — грибным чехлом и тканью корня (Харли, Креди и Брайерлай, 1958)\**

| Условие опыта                                                       | Число адсорбированного фосфора при температуре |      |      |       |      |      |
|---------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------|------|------|-------|------|------|
|                                                                     | 16,5° (контроль)                               |      |      | 2,5°  |      |      |
| Р, <i>mM</i> (содержание в растворе) . .                            | 0,032                                          | 3,23 | 32,3 | 0,032 | 3,23 | 32,3 |
| Общее количество адсорбированного микоризой Р, <i>мкг</i> . . . . . | 6,2                                            | 62,0 | 18,5 | 1,0   | 19,0 | 52,0 |
| Процент к контролю . . . . .                                        | —                                              | —    | —    | 16,5  | 31,5 | 28,0 |
| Р, адсорбированный в грибном чехле, <i>мкг</i> . . . . .            | 5,5                                            | 52,0 | 96,0 | 0,94  | 12,2 | 29,0 |
| Процент к контролю . . . . .                                        | —                                              | —    | —    | 17,0  | 24,0 | 31,0 |
| Р, адсорбированный в тканях хозяина, <i>мкг</i> . . . . .           | 0,7                                            | 10,0 | 89,0 | 0,10  | 6,9  | 23,0 |
| Процент к контролю . . . . .                                        | —                                              | —    | —    | 13,0  | 69,0 | 26,0 |

\* Без данных по азиду натрия.

Таблица 66 (из работы Харли, Мак-Креди и Брайерлай, 1958) объясняет отсутствие влияния температуры при высоких концентрациях фосфора (32,3 *mM*) на снабжение тканей хозяина фосфором за счет диффузии через пространства между гифами чехла, при которой создаются условия как бы погружения тканей хозяина в раствор фосфата. В этом случае Харли предполагает, что чехол и ткань хозяина будут реагировать на температуру как две свободные системы и показывать одинаковые температурные коэффициенты.

При низкой концентрации раствора фосфата, равной 0,032 *mM*, лишь поверхность чехла полностью снабжается фосфором, а во внутренних слоях, прилегающих к тканям хозяина, фосфор находится только в гифах гриба. Такое мнение сложилось у Харли на основании ранее проведенных исследований поглощения фосфора отдельными изолированными тканями

корня и грибного чехла из слабых растворов фосфата. В этих случаях отчлененный чехол поглощал фосфора в два раза больше, чем чехол целой микоризы. Харли считает, что диффузия в этом случае полностью отсутствует и передача фосфора тканям хозяина происходит за счет фосфора, адсорбированного гифами чехла. В связи со сказанным и температурный коэффициент для обеих тканей будет одинаковым.

Перенос фосфора при средней концентрации фосфора, равной  $3,2 \text{ mM}$ , идет двумя путями: высокая температура способствует большему поглощению при помощи диффузии вследствие поглощения всей тканью чехла, а низкая редуцирует адсорбцию чехла, ограничивая ее только поверхностью, и оказывает меньший эффект на величину адсорбции тканями хозяина, увеличивая концентрацию фосфора на поверхности. Следовательно, низкие температуры, различно влияя на адсорбцию тканями чехла и растения, снижают температурный коэффициент хозяина.

В результате Харли пишет, что диффузные каналы являются главной дорогой движения фосфата при концентрации  $32 \text{ mM}$  из грибного чехла в ткани корня. Диффузионные каналы при концентрации  $0,3 \text{ mM}$ , а при нормальной температуре и до  $1 \text{ mM}$  не играют роли. Свыше  $1 \text{ mM}$  продвижение идет в основном двумя путями, т. е. через диффузионные каналы и через гифы гриба, хотя внешние факторы и могут изменять их относительное значение.

Одинаковое содержание фосфора в тканях отчлененного грибного чехла и грибного чехла целой микоризы при содержании фосфора в растворе, равном  $3,23 \text{ mM}$ , и незначительное различие в содержании фосфора в отчлененной ткани хозяина и ткани хозяина, соединенной с грибным чехлом, Харли (1959) объясняет диффузией раствора через пространства, находящиеся между гифами чехла.

В первом случае уравнение в поглощении фосфора произошло за счет диффузии через пространство между грибными гифами чехла, в результате чего клетки грибных гиф были в достаточной мере снабжены фосфором. Во втором случае диффузия через эти пространства в грибном чехле снабжает ткани хозяина фосфором примерно на том же уровне, как если бы ткани хозяина были погружены непосредственно в раствор фосфата.

Однако некоторые ученые (Мелин, 1959б) считали, что накопление фосфора в грибном чехле связано с тем, что исследования проводились с отрезанной корневой системой и в целом сеянце распределение должно происходить иначе. Свое предположение Мелин подтвердил соответственным опытом в чистой культуре. Мелин вырастил асептические сеянцы, несущие на своих корнях микоризы. В одном варианте этого опыта за 24 часа до внесения  $\text{P}^{32}$  была отрезана надземная часть, другой вариант остался нетронутым. По окончании опыта от микоризных корешков,

по методу Харли и Мак-Креди (1952а), отчленялся грибной чехол и производилось определение  $P^{32}$  как в нем, так и в оставшейся части корня. В результате (табл. 67) в варианте с отрезанной надземной частью было значительно больше накоплено  $P^{32}$  в грибном чехле, а в целом нетронутом сеянце его было меньше, чем в остальной части корня.

Таблица 67

*Влияние надземной транспирирующей поверхности на поглощение микоризой фосфора (Мелин, 1959б)*

| Перенос $P^{32}$ гифами грибов<br>(анализ через 24 часа)                 | Микориза и ее части       | Сухой вес, мг | Количество перенесенного $P^{32}$ от источника | Относительное распределение $P^{32}$ в грибном чехле и тканях корня растения |
|--------------------------------------------------------------------------|---------------------------|---------------|------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|
| Целое растение                                                           | Грибной чехол             | 0,401         | 1,147                                          | 100,00                                                                       |
|                                                                          | Внутренняя часть микоризы | 1,008         | 0,836                                          | 73,78                                                                        |
| Растение с надземной частью, отрезанной за 24 часа до применения изотопа | Грибной чехол             | 0,61          | 7,37                                           | 100,00                                                                       |
|                                                                          | Внутренняя часть микоризы | 1,38          | 0,86                                           | 12,00                                                                        |

В подкрепление своих выводов Харли (1959) приводит опыты Моррисона (Morrison, 1957), который вначале снабжал микоризные и немикоризные растения *Pinus radiata*  $P^{32}$ , а затем переносил их в среду, не содержащую фосфора. У микоризных растений фосфор перемещался с постоянной скоростью в хвою в течение 21 дня, в то время как у немикоризных растений фосфор в этом случае быстро в течение нескольких дней был перемещен в хвою, и дальнейшее увеличение радиоактивности больше не наблюдалось. В своих опытах по поглощению  $P^{32}$  сеянцами дуба мы также отмечали более сильное накопление фосфора в микоризных окончаниях.

Вышеуказанная способность помогает микоризным корешкам в конкуренции их с другими организмами. Лучшее накопление ионов фосфора и калия отдельными микоризами бука происходило, по данным Харли, при температуре до 20° и содержании кислорода 21%, т. е. в тех условиях, какие обычно наблюдаются в лесу в тех слоях почвы, где микориза достигает максимума своего развития (Харли, 1959).

В естественных условиях микориза обычно развивается в почве, бедной питательными веществами, поэтому Харли заключает,

что диффузный путь передвижения фосфора может быть полностью игнорирован и активное снабжение хозяина возможно только за счет гиф грибоного чехла. Собственно, эти данные подтверждают предположение Худякова (1951, 1952), что передача питательных веществ, по-видимому, происходит по плазме микоризообразующих грибов. Помимо этой основной функции, присущей микоризе, Харли указывает и на вторичную отдачу накопленных микоризой веществ после ее отмирания. В этом же аспекте рассматривают функцию микоризы Кальметьев и Самцевич, но они считают ее главной и единственной. Приводим схему поглощения микоризой фосфора из растворов, по Харли.

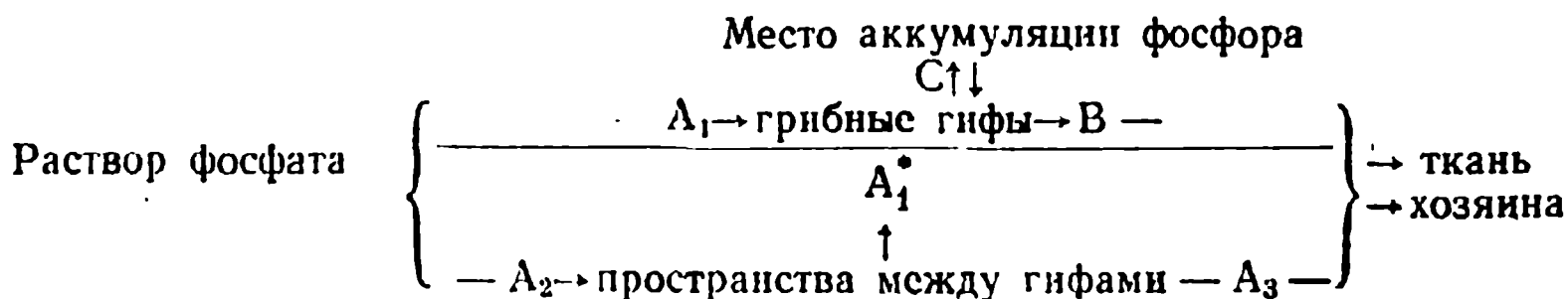


Схема наглядно демонстрирует, что фосфат может адсорбироваться и переноситься к тканям хозяина или непосредственно через грибные гифы ( $A_1$ ), или посредством диффузии фосфора, находящегося в случае большой концентрации в значительном количестве в пространствах между гифами чехла ( $A_2$ ) и на поверхности корня хозяина ( $A_3$ ). В последнем случае активно поглощать фосфор могут и гифы грибоного чехла ( $A_1^*$ ) и, помимо диффузии, снабжать хозяина за счет мобильного фосфора грибной протоплазмы ( $B$ ). Живые клетки гриба, поглощая фосфор, аккумулируют его также в виде органического ( $C$ ). Реализация этого фосфора хозяином происходит, когда микориза находится в растворе, в котором фосфат отсутствует, и зависит от температуры и снабжения кислородом.

На основании опытов, проведенных совместно с Мак-Креди, Брайерлай, Вильсоном и др. (1950—1959), которые выясняют условия и способы адсорбции и передвижения веществ микоризными окончаниями бука, Харлей трактует роль микоризы в экологической обстановке в основном как агента, улавливающего и накапливающего питательные вещества в период их освобождения из подстилки или активных верхних горизонтов почвы. Скорость поглощения этих веществ микоризой или, как пишет Харли, «жадность» грибоного чехла по сравнению с обычными корешками позволяет уловить и накопить достаточный запас питательных веществ, который он и отдает клеткам корня, когда концентрация этих веществ в почве становится низкой.

Противоположного мнения придерживается Самцевич (1953а), который пишет, что микоризы не имеют никаких физиологических преимуществ по сравнению с немикоризными корнями:

Отрицая активное восприятие и перенос микоризообразующими грибами питательных веществ и воды в надземные части деревьев, Самцевич считает, что микоризы могут принести пользу деревьям только после отмирания. По его мнению, полезные мутуалистические отношения между грибами-микоризообразователями и деревьями существуют лишь при раздельном их сосуществовании, которые автор ставит в зависимость от состояния роста древесных пород, а этот последний, в свою очередь, обусловливает наличием доступной воды в почве. Самцевич присоединяется, по-видимому, к мнению Баргеса (Burgess, 1936), так как роль микоризообразующих грибов становится аналогичной остальным микроорганизмам, обитающим в ризосфере, и заключается в превращении трудноусвояемых соединений в легкодоступные для растений вещества. Идя дальше в своих выводах, автор предположил, что ведущая роль в корневом питании принадлежит немикоризным сосущим корешкам. При недостатке влаги рост сосущих корешков прекращается, а микоризообразующие грибы, внедряясь в них, превращаются в особых паразитов, не приносящих вреда хозяину, образуя при этом экто-эндотрофные микоризы. Самцевич считает, что растение при этом локализует микоризы, а гриб, используя накопившиеся в микоризах вещества, интенсивно усваивает минеральные азотистые соединения почвы, синтезируя богатые азотом органические соединения, которые после отмирания гриба предоставляют дополнительное минеральное питание для растений. Свою гипотезу Самцевич основывает на эфемерности микориз и одинаковой ферментативной активности и прочих физиологических процессов, происходящих в микоризных и немикоризных окончаниях. Что касается грибов, то последние используют экзосмотические выделения корней в виде воднорастворимых органических веществ. Уязвимым местом физиологических исследований Самцевича, как мы уже указывали, является отсутствие в его опытах во всех случаях контроля без микориз. Гипотеза, выдвинутая Самцевичем, противостоит всем полученным как нашим, так и Харли и Меллином данным о полезной роли микориз во время жизни растения.

Баргес (1936) и Фальк (1923) также считают, что функция микоризообразующих заключается лишь в увеличении доступных питательных веществ около корня, а не в непосредственной передаче их растению-хозяину. Наконец, некоторые, как Уайльд (1954), предполагают, что симбиотические отношения, существующие между микоризообразующими грибами и древесными породами, не всегда играют решающую роль в метаболических процессах и являются только вторичными симптомами широких взаимоотношений ризосферного симбиоза, который может быть осуществлен диффузией питательных веществ через внешний контакт корневых волосков с грибным мицелием перитрофной микоризы.

Остается невыясненным вопрос, в каком виде передаются вещества, поглощенные микоризообразующими грибами, растению-хозяину. Данных по этому вопросу в литературе нет, в то же время он очень важен, так как несомненно может помочь в понимании путей и форм продвижения питательных веществ в самом растении. Некоторые мысли в этом направлении высказывает Худяков (1955). Опыты, проведенные им с *Neurospora crassa*, показали, что такие вещества, как витамин B<sub>6</sub>, по-видимому, могут поглощаться гифами грибов и передаваться в неизмененном виде. Азотистые соединения могут претерпевать в растительной клетке химические превращения и заменяться другими. Ученый считает, что клетки микроорганизмов поглощают питательных веществ больше, чем потребляют, в связи с чем часть поглощенных грибной клеткой питательных веществ потребляется ею самой и участвует в обмене веществ, другая часть передается без изменения. Передача веществ происходит при помощи простого физиологического процесса — избирательной адсорбции, свойственной плазме живых клеток. К сожалению, его данные получены не с микоризообразующими грибами.

Как видим, в основном роль микоризообразующих грибов и передача веществ растению выяснилась в стерильных опытах (Мелин, Нильсон, Хэгкайло).

Однако основываться только на опытах стерильных культур — механическое восприятие действительности. В жизни надо учитывать не только взаимоотношения между микроорганизмами и высшими растениями, но и уяснить взаимосвязь их функций и их экологического единства. При исследовании же деятельности микоризообразующих грибов в чистых культурах вычленяются микроорганизмы прикорневой зоны и ризосферы, наличие которых будет несомненно влиять на деятельность микоризообразующих грибов, а тем самым и на поглощение питательных веществ, тем более что в стерильных условиях последние существуют в большем количестве и в легкодоступной форме.

Харли, Мак-Креди и Брайерлай работали с отрезанными корешками в нестерильных условиях, но, к сожалению, не учитывали в своих исследованиях участие микрофлоры, непременно присутствующей на грибном чехле микориз. Следовательно, деятельность микориз в природных условиях оставалась невыясненной. Однако, как показали наши данные, микрофлора, населяющая поверхность микориз и сосущих корешков, качественно и количественно различна, вследствие чего вопрос о функционировании микориз в природных условиях имеет большое значение. Мы считаем, что проведенные нами опыты, а также опыты Моррисона (1957) дают ответ на этот вопрос, подтверждая благоприятную функцию микоризообразующих грибов в природных условиях и характеризуют микоризы как более активный поглощающий орган по сравнению с сосущими корешками.



Большинство авторов считает, что период жизни микориз в природных условиях ограничен пределами от нескольких месяцев до одного года [Мёллер, 1903; Ячевский, 1933; Мак-Дугалл, 1914; Михович, 1952; Вёрлих и Лир (Weglich a. Lyr, 1957); Самцевич, 1953а; Харли и Клауез (цит. по Харли, 1959)] и только в крайних случаях они функционируют до двух лет (Робертсон, 1954). Ячевский считал, что отмирание микориз начинается уже с осени. Харли и Клауез пришли к этому выводу на основании наблюдений над развитием микоризы у бука в полевых условиях с начала ее образования и кончая ее отмиранием, а Вёрлих и Лир, изучая соотношения мертвых и живых микориз на корнях бука и сосны. По данным Мак-Дугалла (1914), Трубецковой и Михалевской (1955), отмирание микориз и образование новых наблюдается во все сезоны года, даже среди зимы и в период засухи. Еще до отмирания старых можно находить новые активные микоризы (Мак-Дугалл), однако Орлов (1957), наблюдая за развитием микоризы ели в естественных условиях, доказывает, что мицелиарный чехол не только не отмирает осенью, но и сохраняется в течение зимы без видимых изменений.

Наши наблюдения осенью и зимой 1950 г. над микоризой дуба в природных условиях показали, что в течение первой зимы микориза не отмирает. Микоризы имели нормальный функциональный вид. Гифы, образующие чехол, красились от прижизненной краски нейтральной красной как живые, т. е. окрашивались только включения в вакуолях. Наблюдаемые микоризы были светлыми и светло-каштанового цвета.

Другие авторы, как Франк (1885а), Михович (1952), Щербакова (1953, 1955), Лобанов (1953), Власов (1956) указывали, что микоризы могут функционировать в течение нескольких лет. Основными чертами функционирующих микориз авторы считали способность прорасти (Лобанов, Власов) или давать периодический прирост (Власов).

По данным Щербаковой (1955), срок жизни микориз исчисляется тремя годами. В первый год микоризы зимуют без изменения своей структуры, второй период характеризуется обильным прорастанием и ветвлением, и только на третий год микоризы приобретают хрупкость и к осени отваливаются от корней.

Четких признаков, разграничивающих функционирующие микоризы от отмерших, нет. Признаки отмирания микориз, по Франку (1885а) и Ячевскому (1933), такие же, как и у сосущих корешков. Микоризы приобретают рыхлое строение и темный, даже черный, цвет. Наблюдается также покоричневение клеток коры, простирающееся до эндодермы.

Михович (1952) пишет, что с наступлением холодного времени года всасывающая зона микоризных корешков подвергается опробковению и одревеснению, наблюдается также отмирание



наружного грибного чехла, который при этом чернеет и подсыхает.

Щербакова (1955) признаками отмирания микориз считает заполнение клеток коры гомогенной массой, сжатие и потерю структуры грибного чехла.

Микоризы, выполняя функцию сосущих корешков, естественно, не могут быть долговечными, и срок службы их, как и сосущих корешков, ограничен. Однако определенное значение может иметь продолжительность их функционирования по сравнению с сосущими корешками.

Существующие в литературе данные говорят о большем периоде жизни микоризных окончаний. Это свойство отмечали Харли и Клауез (цит. по Харли, 1959) для бука, Верлих и Лир (1957) для сосны и бука.

На основании наших наблюдений мы придерживаемся такого же мнения. В вегетационных опытах со стерильными культурами сосны, продолжавшимися в течение 9 месяцев, нами часто наблюдалось, что большинство сосущих корешков, а иногда и почти все сосущие корешки имели опробковевшую поверхность и корневые волоски, в то время как микоризные окончания, образованные грибом *Boletus luteus*, выглядели нормально. Поскольку сеянцы сосны были здоровыми и имели зеленую хвою, естественно, что микоризы на корнях функционировали нормально.

### **ЗНАЧЕНИЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ**

Зависимость грибов-микоризообразователей от высших растений особенно ясно выявляется в появлении плодовых тел только при наличии растений-симбионтов. Явление это было замечено для представителей *Russula* и *Cortinarius* и особенно для *Boletus*, *Amanita* и *Lactarius*, среди которых большинство видов является микоризообразователями (Мелин, 1959а). Если древесные растения, например дубовые сеянцы, могут существовать в известных условиях своего развития (в песчаной культуре вегетационного опыта и др.) без грибного симбионта, образование плодовых тел грибов-микоризообразователей (за редким исключением) облигатно зависит от высшего компонента. После вырубki соответственного растения-хозяина исчезают и плодовые тела сопутствующих ему грибов. Очень наглядно показал это в своих опытах Ромелл (1938). Нарушая связь между живыми корнями деревьев и мицелием гриба глубокими траншеями, в которые закапывались металлические пластины, автор на следующий год не наблюдал появления плодовых тел микоризообразующих грибов на тех площадках, где этой связи не существовало.

Неизвестны также в литературе и случаи образования плодовых тел микоризообразующих грибов в культуре *in vitro*.

В литературе перечислялись разные вещества, которые грибы получают от растения-хозяина. Среди них указывались углеводы, аминокислоты, витамины, фосфатиды и даже танин, а из элементов — фосфор, азот и калий. Мазун на основании микрохимических реакций (1927) считал, что грибы-микоризообразователи получают от растения аминокислоты, нитраты, фосфор, калий, углеводы и танин.

Об утилизации грибом танина указывали также Пекло (1909) и Мак-Ардл (1932). Пекло считал, что гриб переводит танин в гликоген. Мак-Ардл просто отмечал стимулирующее действие танина на развитие грибов. Однако против потребления микоризообразующими грибами танина возражает Мелин, с которым мы вполне согласны, так как выделение танина и дубильных веществ является, по-видимому, защитной атавистической реакцией растения на внедрение паразита. Сторонники полезной роли микоризообразующих грибов рассматривали значение растения для гриба в снабжении последнего углеводами (Бьörкман, 1942, 1944, 1949); Мелин и Нильсон, 1957; Худяков, 1953а; Шемаханова, 1960), аминокислотами (Худяков, 1952, 1953а и 1953б), специфичными веществами типа фосфатидов (Мелин, 1925, 1936) и факторами М неизвестного происхождения, выделяемыми корнями (Мелин и Дас, 1954; Мелин, 1953а, 1953б, 1954). Из всех перечисленных веществ можно считать наиболее вероятным и убедительным утилизацию грибами от растений-хозяев углеводов в виде глюкозы.

Вопрос об использовании грибами-микоризообразователями от растений углеводов был выдвинут Франком (цит. по Мелину, 1959а), а затем Хэч (1933, 1936а). Впоследствии это положение было подтверждено Бьörкманом (1942, 1944), установившим корреляцию между количеством образовавшейся микоризы у *Pinus silvestris* и наличием растворимых углеводов в корнях. Согласно данным Бьörкман (1942), обильные микоризы образуются лишь при умеренном недостатке азота или фосфора или того и другого, и при наличии оптимального освещения. В этом случае гриб использует запасы ассимилянтов, отложенные в тканях корня. При обильном содержании в почве азота и фосфора растение потребляет их на построение белков. Запасы ассимилянтов не образуются, и микориза вовсе не развивается или развивается слабо. Слабое формирование микориз связано также и с острым недостатком обоих указанных элементов, вследствие чего происходят ослабление фотосинтеза и прекращение притока избытка углеводов в корни.

В 1944 г. Бьörкман, перетягивая стволы у четырехлетней сосны на уровне 5 см над поверхностью почвы, тем самым прекратил продвижение углеводов к корню. В результате у этих сеян-

цев микориза не образовалась, в то время как у неперетянутых она наблюдалась в большом количестве. Анализ на содержание растворимых углеводов показал, что у перетянутых сосенок количество углеводов в корнях меньше, а в иглах больше, чем у неперетянутых (табл. 68).

Т а б л и ц а 68

Содержание растворимых углеводов, выраженное в процентах глюкозы к сухому весу, в иглах и корнях четырехлетних перетянутых и неперетянутых сеянцев сосны (средние данные, по Бьёркману, 1944)

| Части сеянцев                        | Перетянутые сеянцы  |                     | Неперетянутые сеянцы |
|--------------------------------------|---------------------|---------------------|----------------------|
|                                      | в течение 6 месяцев | в течение 3 месяцев |                      |
| Хвоя одногодичная . . .              | 7,3                 | 6,6                 | 6,24                 |
| Корни одно- и двухгодичные . . . . . | 0,766               | 1,85                | 2,22                 |

В настоящее время вопрос этот окончательно решен при помощи изотопа  $C^{14}$  (Мелин и Нильсон, 1957).

Мелин и Нильсон показали, что микоризообразующие грибы получают углеводы от растения-хозяина в значительных количествах. Этот эксперимент, как и все прежние опыты Мелина и Нильсона, проведен в стерильных условиях с сеянцами сосны. После получения микориз с грибами *Boletus variegatus* и *Rhizopogon roseolus* сеянцы сосны в течение 1 часа ассимилировали при  $\frac{2}{3}$  дневного света в воздухе, к которому был добавлен меченый углерод в виде  $C^{14}O_2$ . Действию радиоактивной углекислоты подвергались целые сеянцы, сеянцы без надземной ассимилирующей части и субстрат с питательной средой. При этом колбы герметически закрывались, воздух из них отсасывался, а затем подавался вновь, но содержащий лишь радиоактивную углекислоту в желаемом количестве. Через 5 час. после опыта во всех частях сеянцев и в контрольном сосуде без сеянцев определялось количество  $C^{14}O_2$ . При определении  $C^{14}$  в корнях последние тщательно отмывались, а микоризы расчленялись под микроскопом на грибной чехол и ткани хозяина. Все объекты высушивались и взвешивались, после чего определялась радиоактивность, которая выражалась импульсами в мин/мг сухого веса. Определялась также и радиоактивность немикоризных корешков. Разница в радиоактивности между частями целого сеянца (стеблем, хвоей, грибным чехлом, тканями корня и немикоризными корнями) и сеянца, у которого ассимилирующая поверхность отсутствовала, составляла количество радиоактивного углерода, ассимилированного во время фотосинтеза. Контроль с питательной средой вносил поправку на количество поглощенного

углерода субстратом, а контроль с отрезанной надземной частью — на газообразный  $C^{14}$ .

Поскольку опыт, поставленный Мелином и Нильсоном, по нашему мнению, представляет определенный интерес, приводим его схему и подробное описание (рис. 56). Схема состоит из семи

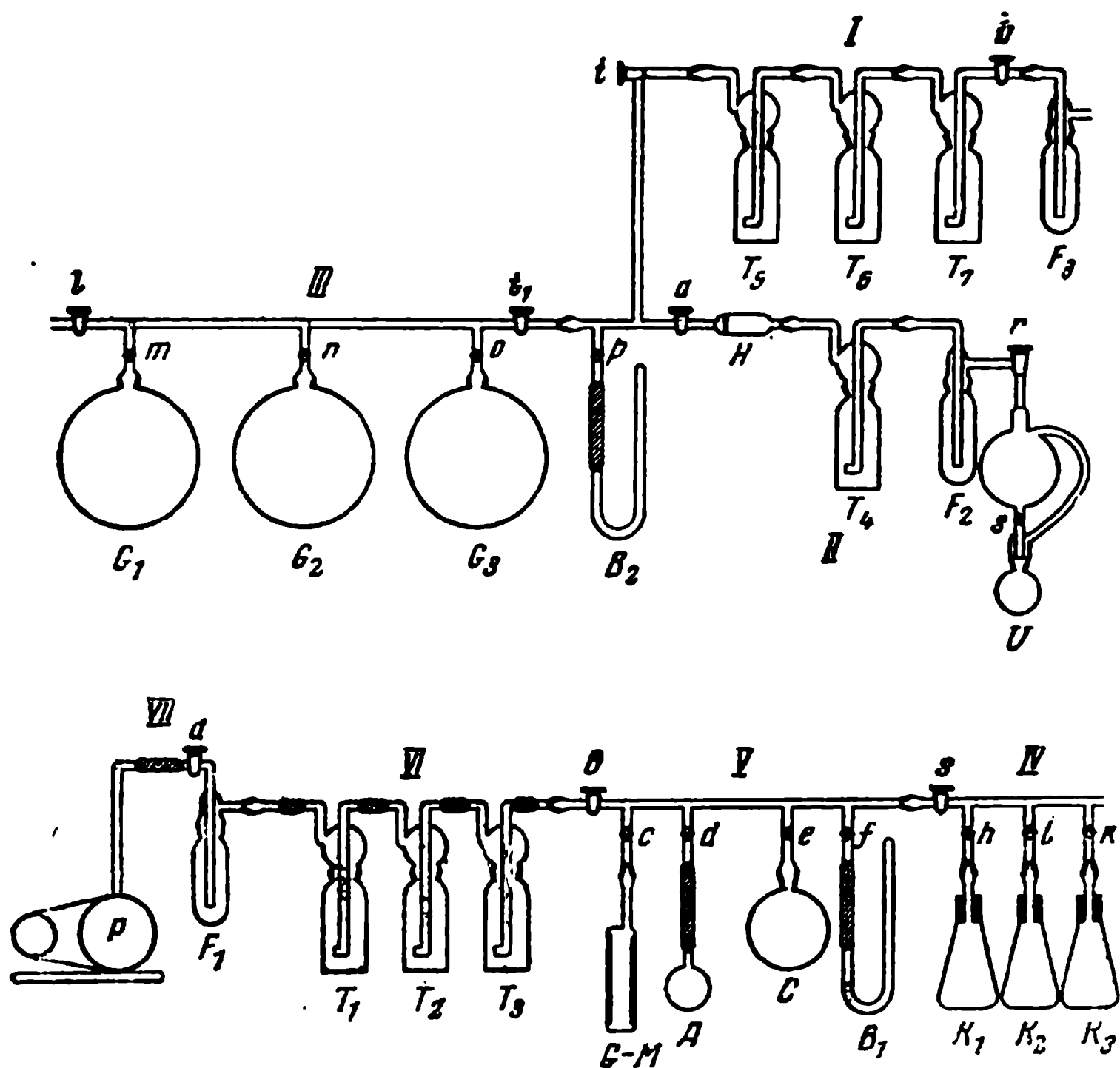


Рис. 56. Схема опыта с радиоактивным углеродом  $C^{14}$  (по Мелину и Нильсон, 1957)

отделов. *I* отдел освобождает воздух от  $CO_2$ . Он представлен промывными склянками (от 3 до 7 шт.)  $T_5 - T_7$ , охлаждаемыми ловителем  $CO_2 - F_3$ , и двумя кранами с ловушками ( $t$  и  $u$ ). Трубки промывных склянок заканчиваются диском для распыления воздуха. *II* отдел предназначен для образования  $C^{14}O_2$ . Он состоит из уравновешенной капельной воронки  $U$ , причем верхний сосуд емкостью 3 л, а нижний — 1,5 л, охлаждающего ловителя  $F_2$ , промывной склянки  $T_4$ , осушающей трубки  $H$  и запирающего крана  $q$ . В этом же отделе есть ответвление  $p$  с запором для присоединения манометра или вакуумметра  $B_2$ . *III* отдел

служит для получения и хранения желаемой концентрации  $C^{14}O_2$  в воздухе и состоит из трех десятилитровых стеклянных баллонов  $C_{1-3}$  и пяти запирающихся кранов  $m, n, o, l, l_1$ .  $IV$  отдел служит для самого опыта с сеянцами и состоит из трех стеклянных трубок для присоединения сосудов с культурами через резиновую трубку и трех пришлифованных стеклянных соединений с кранами  $h, i, k$ .

$V$  отдел приспособлен для наполнения трубок Гейгера — Мюллера ( $G — M$ ) и состоит из ответвлений для манометра  $B_1$ , аргоновой бомбы  $A$ , пятилитрового стеклянного баллона  $C$  для смешивания газов, нагнетающихся в трубки  $G — M$ , и запирающего крана  $b$ . Аргоновое присоединение состоит из U-образной трубки с тремя запирающимися кранами, одна ветвь которых соединена с аргоновой бомбой, а две другие — с сосудами, содержащими этиловый спирт.  $VI$  отдел нужен для собирания  $C^{14}O_2$  после окончания опыта.  $VII$  отдел — эвакуирующая система. Общая длина всей установки 3,5 м. Общий объем 45 л.

Вся система соединена через стеклянные краны и только манометры — через резиновые трубки. Все запирающие краны — вакуумного типа. Внутренний диаметр главной линии 16 мм. Вакуумный насос диффузионно масляный 25 л/мин. Все сделано из стекла Пирекс, за исключением отдела  $V$ , где применено содовое стекло. Вакуумметры и манометры имеют градации от 0,01 до 760 мм Hg. Вакуумметры с низкими градациями давления, типа Бруннера, со шкалой от 10 до 0,01 мм Hg. Все запирающиеся краны смазаны высоковакуумной смазкой.

Зарядка аппарата производится следующим образом: снаружи к охлаждаемому уловителю  $F_3$  присоединяют четыре промывные склянки, содержащие раствор перекиси натрия (такие же как  $T_{5-7}$ ). Промывные склянки  $T_{5-7}$  заполняют аскаритом. В охлаждающей склянке воздух при помощи смеси сухой лед — ацетон замораживается. Верхний сосуд в капельной воронке для получения  $CO_2$  заполняется концентрированной  $H_2SO_4$ , а в нижний помещается смесь активного и неактивного  $BaCO_3$ . После присоединения колб с сеянцами прибор вводится в действие следующим образом: открываются все краны, за исключением  $u$  и включают насос для понижения давления во всей системе до 0,1 мм Hg. Затем насос останавливают и закрывают краны  $a, b$  и  $l$ . Средняя кислота попадает на радиоактивный барий и освобождается  $C^{14}O_2$ , которая наполняет отделы  $III, IV$  и  $V$ . После достижения давления близко к желаемой величине приток газа регулируют кранами  $q$  и  $r$ . При получении нужного давления краны  $g, q$  и  $r$  закрываются, а краны  $t$  и  $u$  немного открываются и впускают воздух, свободный от  $CO_2$ . Давление  $CO_2$  регулируется краном до тех пор, пока оно не станет нормальным или на 5—10 мм ниже. Во время приготовления смеси воздуха с  $C^{14}O_2$  определяется радиоактивность  $C^{14}O_2$ , которая в чистом виде на-

ходится в отделе V.  $C^{14}O_2$  смешивается с 5% этилового спирта и 95% аргона. Этой смесью наполняют трубки Гейгера — Мюллера, в которых и измеряется активность.

О метаболитах, выделяемых корнями древесных пород как факторах, привлекающих грибницу микоризообразующих грибов, Мелин писал еще в 1925 г. Подбавляя культуральную жидкость из-под проросших семян сосны и ели или из-под выращенных асептических сеянцев сосны к некоторым культурам медленно растущих микоризообразующих грибов, как *Cortinarius* и др., Мелин наблюдал значительную стимуляцию роста последних. Ученый отметил также, что грибы-микоризообразователи, посаженные на корневую шейку, сильнее развиваются. На основании данных Ханстина Краннера (цит. по Мелину, 1936), Мелин отнес эти вещества к фосфатидам, представляющим собою жироподобные вещества, в состав которых входит фосфор и которые могут выделяться корнями высших растений. Действие фосфатидов каталитическое, так как они требуются в незначительных количествах и не относятся к питательным веществам.

В последнее время Мелин опять сосредоточил свое внимание на значении корневых выделений как факторов, способствующих микоризообразованию (Мелин, 1954; Мелин и Дас, 1954). Помещая корни сосны *Pinus silvestris*, выращенные в асептических условиях, на питательную среду с добавлением набора аминокислот (19 шт.), входящих в состав казеина, и набора витаминов, засеянную густой суспензией мицелия микоризообразующих грибов, Мелин (1954) наблюдал сосредоточенность роста грибов только около корешков. Эффект стимуляции был сильный, но различался в зависимости от вида грибов. Аналогичное действие отмечалось и от метаболитов корней, которое определялось погружением предварительно помещенных в целофан корней в питательную среду, засеянную грибом.

Мелин отнес эти вещества к фактору М и предполагал, что он состоит из двух компонентов, один из которых водонерастворимый, но действующий энзиматически, а другой обладает способностью легко выделяться в среду (Мелин, 1959а).

По мнению Мелина, фактор М связан с метаболизмом клеток корня и не принадлежит ни к пуриновым основаниям, ни к витаминам группы В, ни к аминокислотам. Ссылаясь на данные Нильсона (1956), что 1,6-дифосфатфруктоза оказывает в слабой концентрации сильное действие на развитие *Boletus variegatus* в культуре, Мелин считает возможным отнести положительное действие фактора М за счет этого соединения.

Недостатком работ Мелина, снижающим роль фактора М в образовании микоризы, является его неспецифичность. Данные Мелина и Дас (1954) показывают, что метаболиты, выделяемые корнями не только древесных пород, но и травянистых



растений *Triticum sativum*, *Lepidium sativum*, *Medicago sativa*, значительно стимулируют рост микоризообразующих грибов. Влияние корневых выделений травянистых растений было неоднородным, на основании чего ученые предполагают, что некоторые грибы в какой-то степени способны сами синтезировать факторы М, в то же время другие грибы полностью в них нуждаются.

Результаты наших опытов показали, что действие фактора М не ограничивается только микоризообразующими грибами. Изолированные корни сосны, выращенные в асептических условиях, в сильной степени стимулируют также рост обычных почвенных грибов, как *Penicillium*. При подсеве *Penicillium* в жидкую питательную среду к культуре корешков сосны гриб развивался исключительно на корнях.

На возможность снабжения грибов-микоризообразователей, помимо углеводов, аминокислотами и оксикислотами, указывал Худяков (1953б). Худяков считал, что грибы берут от растения только те аминокислоты, синтез которых не могут осуществить сами. Мнения о зависимости грибов-микоризообразователей от растений-хозяев в аминокислотах вначале придерживался и Мелин (Мелин и Норкранс, 1948). Основанием к этому послужили опыты, показывающие стимуляцию роста *Lactarius deliciosus* в питательных средах при внесении как отдельных аминокислот, так и их смеси (в пропорции, соответствующей содержанию аминокислот в гидролизате казеина) в качестве источников азота. В настоящее время Мелин (1954), наблюдая рост грибов-микоризообразователей в питательной среде, богатой витаминами и аминокислотами только вокруг корешков сосны, считает, что основным фактором питания, помимо углеводов, является фактор М, а аминокислоты и витамины микоризообразующие грибы берут из почвы.

Мы считаем, что основным фактором со стороны растения в симбиотических взаимоотношениях микоризообразующего гриба и древесного растения является снабжение углеводами. Это достаточно убедительно показано нашими опытами в чистых культурах, в которых изучались условия образования микориз у сосны с *Boletus luteus* (Шемаханова, 1960). В данном случае обильная микориза образовывалась лишь при недостатке фосфора в условиях интенсивного освещения, способствующего накоплению углеводов в корневой системе сеянцев. В пользу этого предположения говорят и опыты о роли микоризообразующих грибов в усвоении труднодоступных для растений органических субстратов. Гриб мог утилизировать труднодоступный субстрат — торф — лишь при наличии глюкозы, которую в симбиозе он берет от растения, а растения только те имели нормальный вид и цвет хвои, которые развивались на торфах, компостированных микоризообразующими грибами (стр. 124).



Способность грибов синтезировать витамины (кроме В<sub>1</sub>), показанная в разделе о роли грибов в питании древесных растений, естественно доказывает отсутствие зависимости в них грибов от хозяина.

Что касается аминокислот, то многие грибы-микоризообразователи способны сами синтезировать необходимые для них аминокислоты. Это положение достаточно убедительно подтверждает факт хорошего развития грибов в средах, содержащих минеральный азот в виде кислого фосфорнокислого аммония. Кроме того, предварительные данные, полученные по методу нисходящей хроматографии, показали присутствие четырех аминокислот в культуральной жидкости из-под микоризообразующих грибов *Boletus luteus* и *Boletus bovinus*, воспитанных на той же среде.

### СИМБИОТРОФИЗМ ИЛИ ПАРАЗИТИЗМ

Сложившиеся в процессе онтогенеза взаимно полезные отношения между грибами и древесными растениями одни ученые трактуют как симбиотрофизм (Франк, 1885а—1888; Худяков, 1952; Лобанов, 1953), другие относят их к мутуалистическому паразитизму (Еленкин, 1926; Горбунова, 1956). Объединяет эти крайние воззрения то, что микотрофия представляет собой один из древнейших типов питания в эволюции и образовалась в результате приспособления обоих партнеров друг к другу (Худяков, 1952; Горбунова, 1956; Лобанов, 1953).

Хорошо и детально разобраны взаимоотношения обоих партнеров в статье Горбуновой. На основании литературных данных и своих работ Горбунова проследила и тщательно разобрала взаимоотношения, сложившиеся между микоризообразующими грибами и клетками корня высших растений, начиная с эндотрофной микоризы орхидных и вересковых и кончая эктотрофной микоризой древесных пород. При рассмотрении взаимоотношений, существующих между грибом и растениями в эктотрофной микоризе, автор, помимо анатомии, привлек ее физиологические функции и пришел к выводу о существовании мутуалистического паразитизма у древесных растений. В пользу высказанного мнения Горбунова приводит гипотезы Гаррет (Garret, 1950); Гойман (1954) и Шеде (Schaeede, 1948), придерживающихся взгляда, что в основе этих взаимоотношений лежит паразитизм гриба на высшем растении. Гаррет считает, что ассоциация в микоризе является заключительным аккордом в эволюции паразитизма, так как в основе взаимоотношений обоих партнеров лежит паразитизм гриба на высшем растении. В процессе эволюции взаимоотношения между обоими партнерами выразились во взаимном приспособлении (Гаррет, 1950) или взаимном мутуалистическом паразитизме (Гойман, 1954;

Шеде, 1948). В процессе филогении у грибов утрачивалась способность к конкуренции с сапрофитами, выразившаяся в потере некоторых свойств, присущих сапрофитным грибам и prolongации паразитной фазы существования, а у растений в защитных приспособительных плазматических реакциях хозяина (Гаррет, 1950; Горбунова, 1956).

Шеде (1948) и Гойман (1954) считают, что, несмотря на кажущееся гармоническое существование паразита и хозяина, между ними не прекращаются антагонистические взаимоотношения.

Собственно, такого же мнения придерживался еще Еленкин (1926), который писал, что тесный симбиоз характеризуется прижизненным обменом веществ и представляет в сущности разнообразные проявления паразитизма в широком значении этого слова. Под сложным паразитизмом, который можно также называть двусторонним, обоюдовыгодным и мутуалистическим, разумеют такие явления, когда роли паразита и хозяина поочередно меняются; сюда относится и микориза, характеризующаяся прижизненным обменом веществ между компонентами. Это лишь усложненный случай простого паразитизма. Автор также пишет, что отношения между партнерами в симбиозе все время антагонистические и регулируются воздействиями внешней среды, что и привело его к созданию теории подвижного равновесия сожительства организмов (Еленкин, 1907, 1908). В основе его гипотезы лежит не взаимная выгода или угнетение одного из партнеров другим, а только приспособляемость к внешним воздействиям. Сторонниками взгляда на микоризу как явление не статическое были и Эндригкейт (Endrigkeit, 1937), Мелин (1925), Купревич (1952), Новогрудский (1949, 1950) и Сидери (1950).

Д. И. Сидери считал, что, изменяя питание микоризообразующих грибов, можно существенно изменить их жизненные свойства и взаимоотношения между ними и высшим растением от типичного паразитизма до устойчивого симбиоза. Однако Новогрудский (1950) писал, что факты, когда грани между симбиотическими отношениями в микоризах и паразитизмом стираются, представляют отдельные случаи.

Горбунова, рассматривая эктотрофную микоризу деревьев как взаимоотношения паразита и хозяина, где эти отношения более или менее уравновешены, считает, что в эктотрофной микоризе случаи образования экто-эндотрофных отношений происходят, когда гриб и растение-хозяин имеют равные силы. Эктотрофный же характер микориз является результатом успешной плазматической защиты растения от паразита.

На основании как наших экспериментальных данных, так и приведенного нами обширного литературного материала совершенно очевидно, что отношения, существующие между

грибами и древесными растениями в форме эктотрофных или экто-эндотрофных микориз являются обоюдовыгодными.

Такие взаимоотношения, по-видимому, сложились в результате длительной эволюции, на что указывают многочисленные палеоботанические данные о нахождении микориз у древесных растений еще в каменноугольном периоде (Криштофович, 1941). В данной работе мы не будем рассматривать взаимоотношения, сложившиеся вообще при сожительстве грибов с растениями, которые в настоящее время выразились различно в зависимости от эколого-географических условий существования обоих партнеров или в виде взаимного типичного симбиотрофизма (лишайники, многие зеленые орхидные), или одностороннего паразитизма высшего растения на грибе у представителей бесхлорофильных растений — орхидей *Neottia nidus* — avis, или гриба на высшем растении в случае сложных взаимоотношений у *Monotropa hypopitys* (Каменский, 1883; Бьörкман, 1960) и попытаемся лишь разобраться в отношениях, сложившихся в эктотрофной микоризе древесных пород.

При возникновении микотрофии активная роль несомненно принадлежала грибам, так как в результате гриб вырастает в корень, а не корень в гриб. Доказательством большей зависимости грибного партнера может служить и отсутствие случаев образования микоризообразующими грибами плодовых тел в культуре. На это же указывает и трудность получения микоризообразующих грибов в культуре при выделении их из микоризных окончаний, в то время как образование микоризы при внесении микориз в почву происходит нормально. Что касается второго партнера — растений, то последние, при условии снабжения их достаточным количеством питательных веществ, все же могут вегетировать и без наличия микоризы на их корнях. По нашим данным, даже в сильной степени микотрофная порода, как дуб (Лобанов, 1953), вегетировала без наличия микоризы в песчаной культуре со средой Гельригеля в течение трех-четырех лет. Сеянцы сосны также при выращивании нами в течение двух лет в чистой культуре на агаризованной среде Мелина имели зеленую хвою и не выглядели угнетенными или отмирающими. Следовательно, в известных условиях и при снабжении растения в достаточной мере легкодоступными необходимыми для него питательными веществами последние могут обходиться и без микоризы. Другое дело, что в природе таких случаев почти не наблюдается.

Первопричиной, побудившей вступить грибы в симбиотические отношения с растением, мы считаем, как и Гаррет (1950), неспособность их конкурировать с другими почвенными микроорганизмами за питательные вещества и, по нашему мнению, этим веществом является простой углевод — глюкоза. Доказательством этого служит медленное развитие грибов в питательных сре-

дах с другими источниками углеродистого питания и, как показали Рубин и Обручева (1955), отсутствие ферментов карбоксилаз (цитазы, инвертазы), имеющих у многих других сапрофитных почвенных грибов. Кроме того, грибы-микоризообразователи плохо растут не только в искусственных питательных средах, но их также трудно воспитать и в стерильных почвах, особенно в отсутствие глюкозы. В нестерильной почве, в условиях лабораторного опыта, мицелий микоризообразующего гриба быстро отмирает.

Зависимость грибов-микоризообразователей от глюкозы выражается в том, что грибы-микоризообразователи способны разлагать труднодоступные для растений субстраты (торфа) лишь при внесении глюкозы и только в стерильных условиях опыта. В нестерильных условиях опыта глюкоза как легкодоступный энергетический материал быстро перехватывается интенсивно растущей почвенной микрофлорой и микоризообразующие грибы не развиваются совсем.

В высшей степени иллюстративны и опыты по образованию микориз в условиях, способствующих отложению углеводов в корнях растений, т. е. при интенсивном освещении и недостатке фосфора или азота (Бьörкман, 1942; Шемаханова, 1960), а также опыты Мелина и Нильсона с радиоактивным  $C^{14}$  (1957).

Поскольку гриб больше зависит от своего партнера и клетки корня выделяют при внедрении гриба дубильные вещества как защитное средство от его вторжения, по-видимому, первоначально микоризообразующие грибы являлись паразитами для растения-хозяина и лишь в процессе эволюции отношения перешли в обоюдовыгодные.

Собственно, к этому мнению склоняются многие ученые (Мелин, 1922а, 1925; Саппа, 1940; Еленкин, 1926; Горбунова, 1956, и др.), которые считают, что характер паразитизма обусловлен лишь при внедрении гриба, а в дальнейшем сменяется равновесием (Саппа, 1940), симбиозом (Келлер, 1948) или мутуалистическим паразитизмом (Горбунова, 1956; Еленкин, 1926). Например, Келлер (1948) пишет, что в процессе филогении само внедрение гриба можно считать паразитарным явлением, хотя впоследствии растение использует его в качестве симбионта. Мелин (1925) указывает, что гриб при образовании микоризы у лиственницы первоначально внедряется интрацеллюлярно и лишь после реакции клеток растения, заключающейся в переваривании внедрившихся гиф, становится межклеточным.

Теория мутуалистического паразитизма в случае эндотрофных микориз нам кажется наиболее приемлемой. Что касается эктотрофных микориз, то, по-видимому, эволюция здесь пошла намного дальше и в настоящее время оба партнера, как пишет Лобанов, изменили свои свойства и приобрели новые качества, которые отдельные авторы (Горбунова, Гаррет) трактуют у грибов как доказательство паразитизма, т. е. потери некоторых черт,

войственных грибам сапрофитам. В настоящее время эволюция взаимоотношений в эктотрофных микоризах древесных растений: грибами — настолько далеко зашедший процесс, что факт тесного сожительства заключается в том, что каждый партнер «не только использует особенности другого, но и одновременно с этим оказывает ему помощь» (Лобанов, 1953, стр. 182). «Своеобразные отношения между микоризообразующими грибами и деревьями... не представляют собой чего-то застывшего, неизменного. Эти взаимоотношения не постоянны, они развиваются. Они сами эволюционируют у различных групп растительности и у разных деревьев» (Лобанов, 1953, стр. 183). В настоящее время не только у грибов, не способных образовывать плодоносия без высшего растения, но и у некоторых высокомикотрофных деревьев эволюция настолько далеко зашла, что наоборот, уже высшее растение оказывается в зависимости от грибного партнера в определенных условиях своего существования. Например, сеянцы лиственницы и сосны, не имеющие микоризы, гибнут в условиях, где отсутствуют в достаточном количестве легкодоступные для них вещества. Следовательно, в этих примерах не только не сказывается паразитарный характер грибного партнера, сохранившийся лишь в атавистических признаках защиты в виде отложения дубильных веществ, проникновения гриба в клетки хозяина, увеличения величины ядра и пр., а, наоборот, наблюдается обратная зависимость растения от грибного партнера. Способность же грибов усваивать труднодоступные органические соединения, вероятно, способствовала распространению древесных растений в тех местах, где раньше такое существование для них едва ли было возможным. Мы высказали только некоторые соображения, однако нам кажется, что решать этот вопрос для эктотрофной микоризы на уровне наших знаний еще рано. Мы вполне согласны с высказыванием Рубина и Обручевой (1955), что вопрос этих близких взаимоотношений пока еще остается открытым и для успешного разрешения их необходимо дальнейшее исследование биологических процессов, протекающих в местах контакта клеток с грибными гифами в сочетании с морфолого-анатомическими данными. Следовательно, большой вклад может внести в разрешение этого вопроса исследование функциональной морфологии микоризных и немикоризных окончаний. Во всяком случае, совершенно справедливо замечание Хэгкайло (1957), что независимо от того, как рассматривать отношения: симбиотрофизмом или мутуалистическим паразитизмом, микориза и полезна и необходима.

В пользу отсутствия паразитизма со стороны микоризообразующих грибов говорит сам за себя факт широкого распространения микотрофии среди древесных пород. Приведем также некоторые наблюдаемые нами случаи, когда посеянные в чистые

культуры хорошо развившихся грибов семена сосны, несмотря на сильное обрастание их грибом, не только не теряли своей всхожести, но и выбрасывали первые мутовки игл. Сеянцы развивались вполне нормально в течение одного месяца. Рассаженные сеянцы росли в течение всего вегетационного сезона. Отсутствие корневых волосков у микориз показывает, что гриб заменил их функцию в снабжении растений питательными веществами и водой. Образовавшиеся микоризы должны снабжать растение-хозяина в тех же пропорциях азотом и фосфором, чтобы иметь возможность продолжать свое существование за счет углеводов, отлагающихся в корнях.

На основании проведенных нами многочисленных опытов формирование микориз и роль микоризообразующих грибов в питании древесных растений представляется нам следующим образом. Вначале микоризообразующий гриб воздействует на растение продуктами своего метаболизма. Выделяемые им витамины и ростовые вещества вызывают развитие корневой системы, в основном сосущих корешков, и их усиленное ветвление, что приводит к увеличению поглощающей поверхности корневой системы. Когда условий, способствующих образованию микоризы, нет, роль микоризообразующих грибов прекращается. В других случаях гифы грибов-микоризообразователей, выделяя фермент пектиназу, проникают между клетками корня и образуют сеть Гартига, назначение которой заключается в обмене веществ между грибом и хозяином. В это время происходит и утолщение микориз. На наличие пектиназы у микоризообразующих грибов, помимо данных Хау, указывает и факт легкой раздавливаемости и хрупкости микориз, которая возникает вследствие растворения срединной пластинки; заменивший ее гриб создать такого тесного контакта между клетками не в состоянии.

Развиваясь первоначально за счет углеводов (глюкозы) растения, гриб как бы укореняется и, разрастаясь по поверхности корня, образует грибной чехол. Однако формирование микориз может начаться и с грибного чехла. Вызываемое грибом увеличение объема корневой системы за счет количества сосущих корешков, их усиленного ветвления, разрастания клеток корня, образования сети Гартига и грибного чехла с отходящими от него гифами создают контакт между грибом, тканями растения и почвенными частицами в виде большой адсорбирующей поверхности. Большую роль при этом играют форма и строение самих микориз, строение и толщина чехла и оболочек гиф, его составляющих. Сеянцы с различным цветом и строением микориз, а также и с различным строением грибного чехла с микоризами имеют неодинаковую активную поглощающую поверхность корней и количество хлорофилла в ассимилирующей ткани. Стоун (1950) также отмечает, какое важное значение имеет строение грибного чехла. По данным автора, микоризы с гладким чехлом,



образующиеся у *Pinus radiata*, поглощали фосфора меньше, чем микоризы, от поверхности чехла которых отходил мицелий. Сеянцы с гладкой микоризой накапливали и меньше фосфора в хвое.

Микоризы, по-видимому, более жизнеспособны, чем сосущие корешки. Несомненно также, что и возраст микориз играет определенную роль. Более старые микоризы функционально менее деятельны по сравнению с молодыми, проницаемость протопласта и оболочек гиф которых лучше, а ферментный комплекс более активен.

На худшую проницаемость темноокрашенных гиф показывает и плохое поглощение прижизненного красителя нейтрального красного. Увеличение адсорбирующей поверхности корней связано с активными метаболическими процессами, так как при этом увеличивается и рабочая поглощающая поверхность, которая в свою очередь влечет усиленное поглощение питательных веществ, например фосфора, содержание которого повышается не только в корневой системе, но и в ассимилирующей поверхности сеянцев. Увеличение адсорбирующей поверхности микоризных сеянцев происходит, согласно Харли, также и за счет быстроты поглощения питательных веществ микоризой.

Роль грибов не ограничивается одним каким-либо фактором и в зависимости от почвенных условий, в которых произрастает растение-хозяин, помимо витаминов, гифы грибов помогают ему усваивать в одних случаях обычные минеральные вещества (фосфор), а в других и труднодоступные как минеральные, так органические. В условиях засухи грибы-микоризообразователи вследствие высокого осмотического давления своих клеток помогают растению в снабжении минеральными веществами.

Преимущество микоризообразующих грибов по сравнению с корневыми волосками заключается также и в разрастании их на большее пространство в почве и тем самым в освоении все новых и новых питательных веществ, вследствие чего микоризные растения не должны испытывать минерального голодания. Около же корней немикоризных растений, которые не разрастаются так быстро, как гифы грибов, быстрее создаются микрозоны истощения питательными веществами.

Многие авторы, принимая за основу ту или иную гипотезу, как и мы, не ограничивают ею роль микоризообразующих грибов. Например, Шталь полагал, что, помимо минеральных веществ, микоризообразующие грибы снабжают растение-хозяина и водой. Худяков (1953а, 1955) видел значение микоризообразующих грибов в снабжении водой, минеральными веществами и органическим азотом, в виде аминокислот, образующихся за счет частичной аммонификации гуминовых кислот, и, возможно, витаминами. Лобанов (1953) сочетал органический азот с витаминами и ростовыми веществами. Тубеф (1903),



Мёллер (1903), Рексхаузен (Rexhausen, 1920) считали основной функцией микориз снабжение растений-хозяев органическими и минеральными веществами. Мишустин (1955а) пишет, что эффективность грибов-микоризообразователей зависит от многих функций. Автор считает, что благодаря увеличению рабочей поглощающей поверхности корня улучшается снабжение растений водой и питательными веществами. Кроме того, Мишустин предполагает, что микоризообразующие грибы снабжают их активными веществами и усиливают минерализацию органических соединений почвы.

## *Глава V*

### **ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ В ПРАКТИКЕ ЛЕСОВОДСТВА**

#### **НАЛИЧИЕ МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ В ПОЧВАХ, ДЛИТЕЛЬНОЕ ВРЕМЯ НЕ НАХОДИВШИХСЯ ПОД ЛЕСОМ, И ПУТИ ИХ СТИМУЛИРОВАНИЯ**

Один из факторов, способствующих развитию и приживаемости сеянцев и саженцев древесных пород,—наличие на их корнях микоризы. Некоторые почвы, в основном степные, на которых пытались разводить древесные породы, считались лишенными микоризообразующих грибов. Микориза на корнях этих сеянцев не образовывалась, и растения погибали. В целях предотвращения гибели сеянцев дуба в степи Высоцкий (1902) предложил вносить микоризообразующие грибы, применяя лесную почву соответствующих лесонасаждений. На основании данных Высоцкого, при развернувшихся в большом масштабе лесопосадках в степных и полупустынных районах специальной инструкцией было предусмотрено и обязательное внесение лесной почвы<sup>1</sup>.

Многие зарубежные ученые придерживаются мнения об отсутствии микоризообразующих грибов в почвах прерий (Хэч, 1936а; Уайт, 1941; Мак-Комб, 1943; Микола, 1953; Уайльд, 1954), указывая на невозможность разведения леса в этих почвах без предварительного искусственного внесения микоризообразующих грибов.

Предполагалось, что микоризообразующие грибы в почвах, долгое время не бывших под лесом из-за отсутствия соответствующих им симбионтов, исчезают. Однако советскими учеными было обнаружено наличие микоризы на корнях сеянцев дуба в почвах без искусственного внесения микоризообразующих грибов.

В полевых условиях образование микоризы на корнях

---

<sup>1</sup> Лесная почва (микоризная земля) состоит из нижнего слоя полуразложившейся подстилки и слоя верхнего горизонта почвы, взятых в лесу до глубины 20 см.

сеянцев дуба без внесения лесной почвы наблюдалось в почвах степных, лесостепных и полупустынных районов Советского Союза. В степных районах образование микоризы у дуба без добавочного внесения лесной почвы обнаружено в правобережной (Зерова и Воробьев, 1952а) и левобережной Украине (Бараней, 1939, 1940; Зерова и Воробьев, 1950, 1952а 1952б; Самцевич, 1952а, 1952б, 1953б, 1955; Ключник, 1951; Алесковский, 1954) и в питомниках северной степи (Потебня, 1952). В степных районах Воронежской обл. естественное образование микоризы обнаружили Частухин (1952а, 1955), Власов (1952а, 1955), Мишустин (1955а), Пушкинская (1952), Мишустин и Пушкинская (1961). В степях Луганской обл. это явление было отмечено Руновым (1952, 1955). Естественное микоризообразование в степях Заволжья (Саратовская обл.) наблюдали Красовская и Смирнова (1950), Красовская (1952а), Алесковский (1954); Малышкин (1951а, 1955), а в Ставропольском крае Федотова (1956).

В лесостепных районах микоризу у дуба без внесения лесной почвы обнаружили на Украине Михович (1952), Самцевич (1955), Ключник (1952), Потебня (1952), Зерова и Воробьев (1952а) и Власов (1956).

В условиях полупустынь присутствие естественной микоризы на корнях сеянцев дуба отметили Лобанов (1952а), Мишустин (1955а) и Власов (1955).

Из зарубежных ученых естественное образование микоризы у дуба наблюдали в глинисто-аллювиальных почвах Соботка (1957) и в иловато-глинистых почвах Петреску и Джорджеску (1955).

Образование микоризы без внесения лесной почвы было отмечено также и для сосны (Эглите, 1955; Власов, 1955, 1956; Соботка, 1957; Мишустин, 1961, Борисова, 1956).

Кроме того, из опыта Гендиной (1956, 1957) при испытании ею чистых культур микоризообразующих грибов видно, что во многих областях Союза (Воронежской, Тамбовской, Куйбышевской, Оренбургской, Херсонской и Новосибирской) микориза образовалась в контрольных посевах. Из работ Соботка (1957) можно заключить, что при посадке сеянцев сосны в полевую почву в Обржисти и в иловато-глинистую почву питомника Новой Вси микориза образовалась без внесения лесной почвы. В опытах Митчелла с сотруд. (1937) и Мак-Комба (1943) микориза в незначительном количестве была также обнаружена без внесения лесной почвы. Почва в опыте Мак-Комба была суглинистая, песчаная, применявшаяся ранее под зерновые культуры.

Хэгкайло (1958) отмечал, что во многих площадях посадок сосны выявляется естественная инокуляция видов сосны.

Следовательно, образование микоризы в полевых условиях опыта без внесения лесной почвы наблюдалось при посеве дуба

почти на всех типах почв: черноземах (обыкновенных, южных, мощных, выщелоченных, песчаных, солонцеватых), каштановых почвах (темно-каштановых, светло-каштановых, лугово-каштановых), лугово-черноземных, подзолах (средних, слабых и сильных), дерново-подзолистых почвах, иловато-глинистых, торфянистых, перегнойно-карбонатных, суглинках, солонцеватых суглинках, темно-серой, глинистой и бурой почвах и солонцах (столбчатый). На целинных почвах (светло-каштановых, лугово-каштановых, темно-каштановых, столбчатом солонце, черноземах), на залежах (темноцветной почве, черноземах); на почвах чернозема, различной степени окультуренных (распаханной залежи, распаханной целине, черноземе сильно окультуренном, черноземе из-под сельскохозяйственных культур — пшеницы, льна и люцерны) также было обнаружено микоризообразование без внесения лесной почвы. Лучше всего микориза развивалась в целинных и залежных почвах и хуже всего — в почвах из-под культур пшеницы и льна. Самое раннее образование естественной микоризы у дуба наблюдалось в подзолистых почвах (Лобанов, 1953). В черноземах оно происходит лучше и равномернее, чем в песчаных (Частухин, 1954) или каштановых почвах (Власов, 1955; Бараней, 1939, 1940; Самцевич, 1953а; Мишустин, 1955а), причем быстрее в южных, чем в слабо выщелоченных черноземах. По интенсивности микоризообразования различаются и каштановые почвы. Микоризообразование позже происходит в светло-каштановых почвах (Лобанов, 1952а). В каштановых почвах с явными признаками солонцеватости микориза не образовывалась. Самцевич (1955а) и Лобанов (1953) связывают различную интенсивность микоризообразования с населенностью почв микоризообразующими грибами.

У сосны образование микоризы без внесения лесной почвы наблюдалось в песчаных почвах различной степени окультуренности, почвах бедных верещатников, гравийно-песчаных почвах, черноземах, слабовыщелоченных и слабозасоленных, в суглинистых почвах, в слабо-, сильно- и среднеподзолистых почвах, перегнойно-карбонатных, иловато-болотных, торфянистых почвах и в различных торфах.

Приведенные данные об естественно образовавшейся микоризе у сосны получены в полевых условиях при посадке семенами. Лучшее микоризообразование у сосны было отмечено в песчаных и менее обильное — в каштановых почвах и черноземах (Власов, 1956).

Образование микоризы у лиственницы без внесения лесной почвы наблюдали Уайльд (1954) и Церлинг (1958).

Данными советских ученых, полученными в полевых условиях на однолетних и двухлетних сеянцах дуба, установлено, что микоризообразование наблюдается не только в почвах, удаленных на большие расстояния от леса, но и в почвах, долгое

время или совсем под лесом не находившихся (Власов, 1955, 1956; Потебня, 1952; Ключник, 1952; Зерова и Воробьев, 1952а).

Власов пишет, что естественное микоризообразование не связано с нахождением леса в местах посадок дуба и происходит даже там, где леса не могло быть в течение целого исторического периода, как, например, в Прикаспийской низменности (Власов, 1955).

По данным Потебни (1952) и Власова (1952а), микориза образовалась на сеянцах дуба, растущих далеко от леса, и в почвах, долгое время использовавшихся под сельскохозяйственные культуры (табл. 69).

Ключник (1951) и Зерова и Воробьев (1952а) наблюдали образование микоризы у сеянцев дуба, выросших в почвах, не бывших под лесом.

Уайльд (1954) обнаружил образование микориз у лиственницы сибирской, белого северного кедра, европейской березы, белого ясеня, в почвах, не бывших под лесом в течение 60 лет. При посадке в залежные земли активных дюнных песков стерилизованных семян сосны на сеянцах всегда образовывались микоризы. Автор приходит к выводу, что «лесная почва» всегда остается лесной почвой.

Мишустин (1951) и Лобанов (1953) указывают, что микоризообразование у дуба идет быстрее и интенсивнее в посадках, расположенных вблизи лесных массивов или лесных полос, однако данные, представленные нами в табл. 69, показывают, что и при достаточной отдаленности от леса микоризообразование может происходить не менее интенсивно.

Наши вегетационные опыты (табл. 70) также подтверждают возможность образования микориз в почвах, не только не бывших под лесом в течение 50—70 лет, но и удаленных от него на расстояние 6—7 км. Данные, полученные в условиях вегетационного опыта в почвенных культурах при влажности 60% от полной влагоемкости почвы, показали возможность образования микоризы без внесения лесной почвы. Опыт проводился с сосной и дубом. Была исследована 21 почвенная разность для дуба и 11 для сосны, привезенные из степных и полупустынных районов (табл. 70). Изучаемые почвы представляли собой черноземы Воронежской (Каменная степь, Теллерман), Курской (около Курска) и Луганской (Деркуль) областей; темноцветные почвы из Западно-Казахстанской обл. (Джаныбек), светло-каштановая почва из Калмыцкой АССР (Аршань-Зельмень), солонец из Воронежской обл. (Теллерман), солончаковый солонец из Западно-Казахстанской обл. (Джаныбек), столбчатый солонец из Калмыцкой АССР (Аршань-Зельмень), супесь из Воронежской обл. (Теллерман) и Луганской обл. (Деркуль). Кроме того, была исследована и местная дерново-подзолистая почва, привезенная из Подмосковья.

Образование микоризы у сеянцев дуба в зависимости от близости леса (полевые опыты)

| Область          | Лесхоз или колхоз             | Почва                    | Число микоризных сеянцев, % | Месторасположение почвы от леса | Автор           |
|------------------|-------------------------------|--------------------------|-----------------------------|---------------------------------|-----------------|
| Харьковская      | Изюмская лесозащитная станция | Обыкновенный чернозем    | 70                          | Недалеко лес                    | Потёбня, 1952** |
| Луганская        | Первомайский лесхоз           | То же                    | 100                         | Рядом лес                       | »               |
| »                | Колхоз «Политотдел»           | »                        | 82                          | От леса далеко                  | »               |
| »                | Колхоз «Большевик»            | »                        | 65                          | То же                           | »               |
| »                | Колхоз «Заря»                 | »                        | 72                          | »                               | »               |
| Херсонская       | Партизанский опорный пункт    | Темно-каштановая         | 70                          | »                               | »               |
| Ростовская       | Колхоз Сальского района       | Южный чернозем           | 62                          | »                               | »               |
| Днепропетровская | Колхоз «Коммунист»            | Обыкновенный чернозем    | 70                          | 10—15 км                        | »               |
| Воронежская      | Колхоз Воронцовского района   | Чернозем                 | 33,3                        | 26—28 км*                       | Власов, 1952а   |
| Волгоградская    | Дубовский лесхоз              | Светло-каштановая        | 62,0                        | 0,5—1 км                        | »               |
| »                | Питомник Дубовского лесхоза   | »                        | 3                           | 13 км                           | »               |
| »                | Городищенский питомник        | Каштановая               | 13                          | 14 км                           | »               |
| »                | Сарпинский лесхоз             | Наносная черноземовидная | 0,3                         | В лесу                          | »               |
|                  |                               |                          | 100                         |                                 |                 |

\* Двухлетние сеянцы.

\*\* Вся площадь, на которой высевались желуды, использовалась длительное время под сельскохозяйственные культуры.

Микоризообразование у сеянцев дуба в различных почвах СССР

| № опыта | Место взятия почвы                | Характеристика почв                                                                                              | Почва    | Удаленность от леса, км | Интенсивность микоризообразования, баллы | Число растений с микоризой, % | Образовавшаяся микориза |
|---------|-----------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|-------------------------|------------------------------------------|-------------------------------|-------------------------|
| I       | Каменная степь (Воронежская обл.) | Некосимая степь. Целина 70 лет не была под лесом. Распаханная в 1951 г. целина, не удобрялась                    | Чернозем | 2                       | 1,00                                     | 25,0                          | Белая и известковая     |
| II      |                                   | Окультуренная в течение 14 лет. Почва в степи; удобрялась минеральными удобрениями и навозом; культура — пшеница | »        | 2,5—3                   | 0,30                                     | 20,0                          | То же                   |
| III     |                                   | Некосимая степь. Нетронутый заповедник                                                                           | »        | 2                       | 2,08                                     | 100,0                         | » »                     |
| V       | Теллерман (Воронежская обл.)      | Пар; ранее пшеница                                                                                               | Чернозем | 4,5                     | 2,00                                     | 83,3                          | » »                     |
| VII     | Деркуль (Луганская обл.)          | Паровой участок; прошлый год просо; удобрялся минеральными удобрениями                                           | »        | 6,7                     | 1,11                                     | 66,6                          | Белая                   |
| VIII    |                                   | Пахотная почва, пар. Прошлый год лен. Удобрялась навозом и куриным пометом                                       | »        | —                       | 0,58                                     | 50,0                          | »                       |
| IX      |                                   | Целинная степь                                                                                                   | »        | 4,5                     | 0                                        | 0                             | —                       |
| X       |                                   | То же                                                                                                            | »        | 1                       | 0                                        | 0                             | —                       |
| XI      |                                   | Колхоз им. Хрущева, участок под люцерной третьего года пользования                                               | »        | 5—6                     | 0                                        | 0                             | —                       |



Таблица 70 (продолжение)

| № опыта | Место взятия почвы                        | Характеристика почв                                                                                | Почва                                    | Удаленность от леса, км | Интенсивность ми-коризообразования, баллы | Число растений с микоризой, % | Образовавшаяся микориза                        |
|---------|-------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------|-------------------------|-------------------------------------------|-------------------------------|------------------------------------------------|
| XIII    | Курск<br>(Курская обл.)                   | Пахотная почва. Озимая пше-ница                                                                    | »                                        | 3                       | 0,9                                       | 70,0                          | Белая                                          |
| XIV     |                                           | Пар — овсяная смесь                                                                                | »                                        | 2                       | 0                                         | 0                             | , —                                            |
| XVIII   | Джаныбек<br>(Западно-Казах-станская обл.) | Залежь на большой падине                                                                           | Темноцветная                             | 0,1                     | 0,90                                      | 55,5                          | Белая<br>»<br>Темноцветная<br>и белая<br>То же |
| XIX     |                                           | Пар не удобрялся                                                                                   |                                          | 3                       | 1,10                                      | 50,0                          |                                                |
| XX      |                                           | Колхоз «Новая жизнь», большая падина                                                               |                                          | Под лесом               | 2,33                                      | 100,0                         |                                                |
| XXI     |                                           | Целина. Западина со спиреей                                                                        |                                          | —                       | 1,7                                       | 70,0                          |                                                |
| XV      | Аршань-Зельмень<br>(Калмыцкая АССР)       | Целина. Водораздел                                                                                 | Светло-кашта-новая<br>Лугово-кашта-новая | —                       | 0                                         | 0                             | —                                              |
| XVI     |                                           | То же                                                                                              |                                          | —                       | 0                                         | 0                             | —                                              |
| VI      | Теллерман<br>(Воронежская обл.)           | Целина — луг                                                                                       | Супесь                                   | 1,5                     | 1,91                                      | 83,3                          | Белая и извест-коватая                         |
| XXII    | Джаныбек (Запад-но-Казахстанская обл.)    | Целина—не удобрялась                                                                               | Солончаковый солонец                     | Далеко                  | 0                                         | 0                             | —                                              |
| XVII    | Аршань-Зельмень<br>(Калмыцкая АССР)       | Водораздел                                                                                         | »                                        | —                       | 0                                         | 0                             | —                                              |
| IV      | Теллерман<br>(Воронежская обл.)           | Целина. Солонцеватая поляна                                                                        | Солонцеватая поляна                      | В лесу                  | 0                                         | 0                             | —                                              |
| XII     | Подмосковье<br>(Московская обл.)          | 50 лет назад разделана под с.-х. культуры. Удобрялась минеральными удобрениями. Навоз не вносился. | Дерново-подзо-листая                     | 1                       | 5                                         | 100                           | Белая и извест-коватая                         |

Данные, приведенные в табл. 70, показывают, что из 22 испытанных нами при выращивании дуба почв в 13 почвах на сеянцах дуба наблюдалась микориза. Микориза обнаружена при выращивании их во всех черноземах, привезенных из Каменной степи, в черноземе из Теллермана, в двух черноземах из Деркуля и одном черноземе из Курска. Кроме того, микориза образовалась у сеянцев дуба, выращенных во всех темноцветных почвах из Джаныбека, в супеси из Теллермана и дерново-подзолистой почве, привезенной из Подмосковья. Совершенно не обнаружено микоризы у сеянцев дуба, произраставших в лугово- и светло-каштановых почвах и в солонцах.

На сеянцах сосны из 11 исследованных почв: супесь (Теллерман, Деркуль), чернозем [Каменная степь, целина; Деркуль (целинная степь, паровой участок и пахотная почва)], лугово-каштановая и светло-каштановая почва (Аршань-Зельмень), темноцветная почва (Джаныбек, целина и большая падина) и дерново-подзолистая (Подмосковье, совхоз) — микориза найдена в пяти (темноцветных почвах, привезенных из Джаныбека, в светло-каштановой почве из Аршань-Зельменя и в черноземах Каменной степи — целина). Образовавшаяся микориза у сосны в разных почвах неоднотипна, а отличалась цветом, строением и толщиной чехла. По-видимому, спектр грибов, образующих микоризу сосны, одновременно очень разнообразен и в то же время специфичен. В дальнейшем микориза у сеянцев сосны и дуба без внесения лесной почвы обнаружена нами в вегетационных опытах не только в различных почвах, но и торфах — гипновом, древесном, древесно-тростниковом и шитковском.

Предшествующие культуры (просо, пшеница и лен), по нашим данным, не мешали образованию микориз у дуба. Однако резко бросается в глаза зависимость интенсивности образования микоризы от типа почв, что отмечалось и рядом советских ученых. Лучшее микоризообразование у сеянцев дуба наблюдалось в черноземах и супеси. Из черноземов наиболее благоприятны для образования микоризы почвы Теллермана и Каменной степи. Менее интенсивно проходило микоризообразование в почвах Курска и хуже всего в почвах Деркуля. Из почв Каменной степи и Джаныбека микориза более интенсивно образовалась в целинных, а из почв Деркуля выделились пахотные, удобренные минеральными соединениями или навозом. При постановке опытов были предприняты предосторожности, исключающие занос микоризообразующих грибов извне, в частности применялись асептические семена, а перед посадкой производился выборочный микроскопический анализ семядолей и кончиков корней у проросших желудей, показавший отсутствие грибов-микоризообразователей. Поэтому наблюдаемое образование микориз было отнесено нами за счет присутствия грибов в почве. Этого же мнения придерживаются и советские ученые Самцевич (1952а,

1953б, 1955), Алесковский (1954), Мишустин (1955а) и Власов (1956).

Среди зарубежных ученых возможность образования микоризы грибами, присутствующими в почве, не отрицают Тубеф (1903), Рейнер и Левизон (1941), Мак-Комб (1943), Уайльд (1946), Леинг (1932), Петреску и Джорджеску (1955).

Уайльд (1954) пишет, что грибы-микоризообразователи могут долгое время жить в почве в отсутствие деревьев.

Самцевич (1953) указывает, что микоризообразующие грибы извечно присутствуют в степных почвах Украины.

Тубеф (1903), наблюдая образование микориз при выращивании различных семян, привезенных из-за рубежа, писал, что микориза образуется не специальными микоризообразующими грибами, а такими, которые распространены повсюду и во всех почвах. Власов (1955, 1956) предполагает, что в степных условиях первичными микоризообразователями могут быть грибы, не являющиеся специализированными для данной породы и даже вообще не типичные для лесных условий.

Мишустин (1955а) не исключает возможности, что грибы-микоризообразователи, присутствующие в черноземных степных почвах, живут как сапрофиты или являются симбионтами высших травянистых растений.

Зарубежные ученые (Робертсон, 1954; Харли, 1959; Мелин, 1917; Митчелл, Финн, Розендаль, 1937; Уайльд, 1954) считали возможным в этих случаях образование микоризы за счет только воздушной инфекции. Робертсон и Харли вообще отрицали присутствие микоризообразующих грибов в почвах, не бывших под лесом, и все данные, полученные советскими, а также зарубежными учеными, объясняли воздушной инфекцией базидиоспорами. В пользу микоризообразования за счет воздушной инфекции спорами Харли приводит данные Робертсона (1954). Робертсон выращивал из стерилизованных и нестерилизованных семян в стерильной почве сеянцы сосны, которые он помещал впоследствии в лесу. Одни сосуды оставались закрытыми, другие открывались. В результате к концу сезона автор обнаружил образование микориз только в открытых сосудах на сеянцах, где были посажены нестерильные семена. Микориза на сеянцах, выращенных из нестерильных семян, в закрытых сосудах не образовалась. Доказательством отсутствия грибов-микоризообразователей в почвах прерий Харли считает и данные Микола (1953), по которым сеянцы *Pinus banksiana* и *Pinus strobus*, растущие в образцах почвы, взятых на расстоянии больше 6,5 км от лесонасаждений, произрастающих в прериях, микоризу не образовывали. Данные же советского ученого (Частухина, 1932) указывают на возможность распространения базидиоспор лишь на недалекие расстояния. Частухин пришел к этому заключению в результате подсчета количества спор на чашках Петри, расположен-

ных вблизи плодовых тел. Следовательно, если образование микоризы сеянцами *Pinus silvestris* при помещении опытных сосудов с сеянцами в лесу (Робертсон), т. е. рядом с источником возникновения базидиоспор — плодовых тел, является результатом воздушной инфекции спорами, то образование микоризы за счет воздушной инфекции спорами из леса, расположенного на далеком расстоянии (Микола), сомнительно.

Распространению мнения о невозможности образования микоризы у сеянцев в почвах за счет присутствия в них микоризообразующих грибов способствовали старые данные, свидетельствующие о том, что в почвах, долгое время не бывших под лесом, грибы-микоризообразователи из-за отсутствия в них соответствующих симбионтов исчезают [Самуэл (Samuel, 1926)].

Основной причиной считалось то обстоятельство, что микоризообразующие грибы, являясь облигатными симбионтами, имеют очень ограниченную возможность к сапрофитному существованию (Гаррет, 1950; Харли, 1952; Робертсон, 1954). В настоящее время это положение можно оспаривать, опираясь на данные Уайльда (1954), Адо (1955) и Димблеби (Dimbleby, 1953).

Уайльд (1954) предполагает, что быстрое облесение старых лесных почв зависит от существования в них микоризообразующих грибов в вегетативном состоянии при отсутствии хозяев.

Димблеби (1953) наблюдал на болотных почвах Великобритании, бывших под сосновыми сеянцами 150 лет назад, у находящегося в почве старого пня, где вокруг гнилых корней уже образовался гумус, не только регенерированные сеянцы березы с обильной микоризой на их корнях, но и плодовые тела грибов-микоризообразователей *Boletus scaber* и *Amanita muscaria*.

Поэтому вопрос об отсутствии микоризообразования в почвах степи и прерий можно ставить по-иному. Возможно, в данном случае имеет значение не отсутствие грибов-микоризообразователей, а отсутствие подходящих условий или несоответствие симбионтов.

Вероятно, играют роль и антагонисты, присутствующие в почве и способствующие накоплению веществ, вредно действующих на развитие микоризообразующих грибов (Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Мишустин, Пушкинская и Мирзоева, 1951). Куртис и Коттам (Curtis a. Cottam, 1950) предполагают, что выживаемости микоризообразующих грибов в степи без древесных симбионтов препятствуют токсичные выделения корней степных растений.

На основании этого следует признать, что предположение о нахождении микоризообразующих грибов в почвах при отсутствии соответствующих симбионтов не так неправдоподобно, как об этом пишет Харли (1959, стр. 109), который считает, что нормальное состояние гриба и хозяина в природных условиях, поскольку они оба должны быть облигатными симбионтами, — «микоризное состояние». Однако Харли в то же время отмечает недостаточность знаний по экологии мицелиальной стадии микоризообразу-

ющих грибов в почве и наличие в основном лишь лабораторных данных, а не полевых наблюдений. В то же время ученый высказывает сомнение в том, что единственное местообитание гриба в почве может быть только около корня хозяина или недалеко от него.

Обычный микологический анализ посевов почв на питательные среды из-за медленного роста микоризообразующих грибов и конкуренций с быстро растущими сапрофитными грибами в данном случае неприменим. Некоторые советские ученые (Ванин и Ахремович, 1952) пытались выявить наличие микоризообразующих грибов, применяя метод микроскопирования почвы, а Возняковская (1953) — и метод подсчета микоризообразующих грибов. При определении микоризообразующих грибов ученые основывались на цвете, диаметре гиф (у микоризообразующих грибов он очень мал и равняется от 2 до 6 мк) и наличии пряжек. Примененные методы подсчета не безупречны, так как признак темной окраски гиф свойствен не только микоризообразующим грибам, но и обычным почвенным сапрофитам, а пряжки образуют и другие широко распространенные гименомицеты, не являющиеся грибами-микоризообразователями.

О наличии грибов-микоризообразователей в почвах, где отсутствует соответствующий симбионт, есть указания в литературе.

Микола (1948) и Фердинансен и Уиндж (Ferdinansen a. Winge, 1925) отмечали широкое распространение гриба-микоризообразователя многих деревьев *Seposossim graniforme* в почвах, где не было ни одного хозяина, с ним связанного. Ромелл (1939) указывал, что плодовые тела гриба *Boletus subtomentosus*, являющегося типичным микоризообразователем *Pinus montana*, появлялись при изоляции от растения-хозяина.

Кроме этого, некоторые штаммы *Boletus subtomentosus* (Линдеберг, 1948) в чистой культуре разрушали подстилку, утилизируя полученные вещества. По данным Линдеберга (1948), микоризообразователь сосны *Lactarius deliciosus*, а также и другие виды *Lactarius* обильно образовывали в культуре о-дифенил-оксидазу, катализирующую окисление фенолов, т. е. вели себя как грибы, разлагающие подстилку. На основании этих данных автор предполагает, что указанные грибы могут образовывать плодовые тела и без симбиоза с растением-хозяином, являясь переходным типом между чисто микоризообразующими грибами и разрушающими подстилку.

К тому же заключению приходит и Левизон (1953) относительно *B. subtomentosus* и *Rhizopogon luteolus*, которые выделяли полифенолоксидазы, причем *Rh. luteolus* стимулировала развитие растений в виде свободно живущего мицелия еще до образования на них микориз.

Рейнер и Нелсон-Джонс (1949) наблюдали широкое распро-

странение ризоморф и тяжелой гриба *Boletus bovinus* в вересковой почве в отсутствие деревьев-хозяев. Мелин (1959а) пишет, что *Scleroderma aurantium* образует плодовые тела в местах, где сосна отсутствует. Поскольку, по данным Зеровой и Ефимовой (1953) и Зеровой (1955), гриб *Scleroderma verrucosum* является микоризообразователем дуба и широко встречается в степных условиях (Зерова и Воробьев, 1952а; Зерова, 1955; Рунов, 1955), он может быть одним из самых распространенных в этих условиях микоризообразователем. Для дуба в степи, судя по образующимся белого цвета микоризам, не лишено возможности также, что и *Hebeloma crustuliniforme* может конкурировать в этом отношении со *Scleroderma verrucosum*.

Для сосны, кроме *Scleroderma aurantium*, такими грибами-микоризообразователями, возможно, могут быть также и *Ceposocum graniforme*, *Boletus bovinus* и *Boletus subtomentosus*.

Полученные нами данные об образовании микориз у дуба при внесении лесной почвы, хранившейся долгое время в воздушно-сухом состоянии или при переменных температурах и влажности, а также выделения из долго хранившихся чистых культур грибов-микоризообразователей, выращенных в торфе (гл. V, стр. 243), говорят о возможности сохранения грибов-микоризообразователей некоторое время в почве и без присутствия соответствующих симбионтов. Весьма вероятно, как отмечалось, гриб выживает в почве за счет хламидоспор. Хламидоспоры несомненно более приспособлены для выживания вида, чем базидиоспоры, из которых, несмотря на их огромное количество, отделяемое от плодовых тел, только 1% является жизнеспособным. В дальнейшем количество жизнеспособных базидиоспор еще более снижается в зависимости от условий, в которых они находятся (Фриз, 1943а).

Частухин (1954) предполагает, что микориза у сеянцев дуба в почвах степи образуется степными формами микоризообразующих грибов.

Следовательно, в почве как микоризообразователь дуба может выступить *Scleroderma verrucosum*, которая, по данным Зеровой и Ефимовой, является микоризообразователем дуба, и *Hebeloma crustuliniforme*, микоризообразование и получение плодовых тел которой наблюдались в условиях вегетационного опыта в черноземах и каштановых степных почвах Украины.

Наше обследование девятилетних посадок дуба в засушливых условиях Каменной степи и Деркуля показало во всех молодых посадках наличие склеродермы.

Об этом говорят и обследования микрофлоры дубрав, произрастающих в степных районах нашей страны, на основании которых наиболее распространенными грибами в искусственных насаждениях дубрав также оказываются *Scleroderma* (Клюшник, 1951; Зерова и Воробьев, 1952а; Зерова, 1955; Рунов, 1955;



Частухин, 1955) и *Hebeloma crustuliniforme* (Зерова и Воробьев, 1952а; Рунов, 1955; Зерова, 1955; Власов, 1955). Многократное упоминание этих грибов различными авторами указывает, что они являются пионерами при образовании микориз в степи.

Возможность внесения микоризообразующих грибов с семенами сосны, по-видимому, исключена. Мелин (1921, 1923) тщательно проведенными анализами показал, что внесение микоризообразующих грибов вместе с семенами, особенно если они продезинфицированы, не имеет места. Но если и существует возможность заражения семян сосны в старых шишках, то грибы никогда не проникают в эндосперм, и семена легко могут быть продезинфицированы.

Внесение микоризообразующих грибов вместе с желудями весьма вероятно. Инфекция возможна во время лежки желудей в лесу за счет строения самого желудя, но, по-видимому, практически она редка. Анализы желудей на зараженность их грибами, проведенные нами, Зеровой и Воробьевым (1952а), Ваниным и Ахрёмович (1952), показали отсутствие микоризообразующих грибов в обеих оболочках и в семядолях желудей. Кроме того, опыты, проведенные нами, а также Самцевичем (1952а), Частухиным (1955), Власовым (1952а) и Алесковским (1954) подтвердили, что при внесении стерилизованных желудей в стерильную почву микориза не образуется, в то же время стерилизация почвы не препятствовала образованию микориз, которые наблюдались при внесении лесной почвы.

В результате наблюдавшихся многочисленных случаев образования микоризы без внесения лесной почвы в почвах степных, лесостепных и полупустынных районов, естественно, возникли сомнения в необходимости этого мероприятия. Поскольку трудности облесения связаны в основном со степными и полупустынными районами, то и вопрос о необходимости микоризации касался только почв этих зон.

Одни исследователи считали внесение лесной почвы необходимым мероприятием, так как оно способствовало микоризообразованию и оказывало лучшее действие на развитие сеянцев, чем микориза, образованная грибами, присутствующими в почвах посадок (Соботка, 1955а; Лобанов, 1952а; Мишустин, 1951; Гельцер, 1952а; Петреску и Джорджеску, 1955; Власов, 1955; Фомин, 1951а; Алесковский 1954, и др.).

Петреску и Джорджеску (1955) отмечали необходимость внесения лесной почвы в почву степей, Микола — в почву степей и прерий, а Соботка (1955в) — даже в некоторые лесные почвы при замене древесных пород. Лобанов (1953) подчеркивает, что внесение лесной почвы особенно благоприятно сказывается в более трудных лесорастительных условиях и является необходимым фактором успешного выращивания дуба в безлесных районах.



Другие ученые, как Самцевич (1952а, 1955), Зерова и Воробьев (1952а), Зерова (1955), Потебня (1952), Ключник (1951, 1952) и Михович (1952), находили более целесообразным стимулировать микоризообразование за счет грибов, присутствующих в почвах, путем подбора соответственных агротехнических приемов (рыхления, обработки почвы и пр.).

На основании данных, полученных нами в вегетационных условиях, установлено, что внесение суперфосфата способствовало образованию микориз в двух черноземах (почва целинной степи из Деркуля и парующая почва из Курска) и в одном из солонцов (столбчатый солонец из Аршань-Зельменя). В почвах, в которых на сеянцах дуба наблюдалось раньше образование микоризы и без внесения суперфосфата, добавление последнего оказало лишь небольшое стимулирующее действие и то не во всех случаях. Эффект был отмечен только у дубков, произраставших в черноземе из Теллермана, в почве распаханной целины из Каменной степи и в пахотной почве, где предшествующей культурой был лен. Исключение составляла супесь, в которую добавление суперфосфата оказало хорошее стимулирующее действие. Образовавшаяся во всех вариантах на сеянцах дуба микориза была однотипна с наблюдавшейся без суперфосфата.

Внесение суперфосфата в почву при выращивании сосны никакого влияния на микоризообразование не оказало.

Наблюдалось даже и отрицательное действие суперфосфата на образование микоризы. Например, при добавлении суперфосфата в окультуренную почву чернозема Каменной степи и в чернозем из пахотной почвы Деркуля образования микоризы на сеянцах дуба не наблюдалось, в то время как без суперфосфата оно имело место.

Приведенные нами примеры указывают, что при внесении удобрений, в частности суперфосфата, в целях стимулирования образования микоризы надо учитывать не только тип почвы, но и содержание в ней фосфора. Полученное же в некоторых случаях благоприятное действие от суперфосфата нельзя обобщать для всех почв. Пестрота полученных результатов наблюдалась и при внесении суперфосфата в полевых опытах (Власов, 1955; Мишустин, 1955а).

Поскольку действие агроприемов сводится к сохранению влаги в почве, они, естественно, должны способствовать микоризообразованию и развитию сеянцев. Однако данные, полученные нами в результате обследования девятилетних опытов Большаковой, заложенных в условиях полупустынь на орошаемых светло-каштановых почвах и солонцах, показали, что действие от внесения лесной почвы намного эффективнее, чем от естественно образовавшейся микоризы.

Власов (1956) также указывает, что агротехнические меро-

приятия могут улучшить рост сеянцев в каштановых и особенно в светло-каштановых и бурых почвах только при внесении лесной почвы.

Среди других мероприятий, которыми пытались стимулировать образование микоризы за счет грибов-микоризообразователей, присутствующих в почвах посева, следует указать на органические, минеральные и бактериальные удобрения.

Из минеральных соединений в основном применялся суперфосфат (Пушкинская, 1952; Рунов, 1955; Большакова, Петрова и Кудрина, цит. по Мишустину, 1955а; Власов, 1952а).

Однако суммированные нами данные полевых опытов указанных авторов (табл. 71) показывают, что, хотя внесение суперфосфата несколько стимулировало развитие микориз однолетних сеянцев дуба в черноземах, в большинстве случаев внесение лесной почвы дало лучшие результаты. Особенно заметно действие, оказываемое лесной почвой, по сравнению с естественно образовавшейся микоризой во второй вегетационный период.

Судя по сухому весу сеянцев, лесная почва оказала лучшее действие, чем суперфосфат и в темноцветных почвах (Джаныбек). Внесение суперфосфата в светло-каштановые почвы Аршань-Зельменя четких результатов не дало. По данным Власова (1955), внесение лесной почвы в каштановые почвы (светло-, темно- и лугово-каштановые) по сравнению с суперфосфатом показало большой положительный эффект, что позволило Власову рекомендовать внесение ее в каштановые почвы. Следовательно, добавление суперфосфата в основном не обеспечивало микоризообразование и хорошее развитие сеянцев дуба, и лучший эффект оказывало внесение лесной почвы. Проведенное нами через девять лет обследование опытов Большаковой в Аршань-Зельмене, Петровой в Каменной степи и Пушкинской в Борисоглебске в основном подтвердило это положение. Данные, полученные по обследованию молодых насаждений сосны, заложенных Пушкинской девять лет назад, показали не стимулирующее, а, наоборот, угнетающее действие суперфосфата по сравнению с контролем и лесной почвой. Отрицательное действие суперфосфата на развитие девятилетних дубков проявилось в темноцветных почвах Джаныбека и черноземах Каменной степи, которое было даже хуже контроля, не говоря уже о варианте с лесной почвой. Стимулирующий эффект наблюдался лишь в лугово-каштановых почвах Аршань-Зельменя при внесении суперфосфата в дозе не менее 6 г на лунку (табл. 95).

Помимо суперфосфата, Пушкинской (1952) были испытаны также РК и НРК в мощных черноземах Волгоградской обл. (Белые пруды). Указанные удобрения оказали эффективное действие на микоризообразование и развитие дубков. По данным Пушкинской, внесение полного минерального удобрения в мощный

## Влияние суперфосфата на микоризообразование и развитие сеянцев дуба

| Показатель                                                                                                     | Почва                        | Возраст сеянцев | Конт-роль                    | Супер-фосфат                 | Лесная почва                 | Автор *            |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------|-----------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|--------------------|
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | Чернозем<br>(Каменная степь) | Одно-летки      | 12,6<br>1,45<br>15,0<br>1    | 12,2<br>1,62<br>17,5<br>2    | 12,9<br>1,71<br>22,5<br>3    | Мишустин,<br>1955а |
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | То же                        | Двух-летки      | 20<br>3,7<br>100<br>—        | 21<br>4,4<br>100<br>—        | 24<br>6,2<br>100<br>—        | То же              |
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | Чернозем<br>(Деркуль)        | Одно-летки      | 16,1<br>2,88<br>21,2<br>2,08 | 17,2<br>3,15<br>30,1<br>2,32 | 16,9<br>3,41<br>74,5<br>2,48 | Рунов,<br>1952     |
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | То же                        | Двух-летки      | 27,3<br>13,52<br>100<br>3    | 28,4<br>18,92<br>100<br>3    | 30,8<br>16,04<br>100<br>3    | Рунов,<br>1955     |
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | »                            | Одно-летки      | 13,8<br>3,16<br>20<br>1,4    | 14,5<br>3,48<br>23,8<br>2,0  | 15,0<br>3,46<br>58,1<br>2,0  | То же              |
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой<br>Интенсивность микоризообразования, баллы    | »                            | Двух-летки      | 20,7<br>9,98<br>100<br>—     | 19,5<br>10,57<br>100<br>—    | 23,0<br>13,18<br>100<br>—    | »                  |

Т а б л и ц а 71 (продолжение)

| Показатель                                                                                                     | Почва                               | Возраст<br>сеянцев | Конт-<br>роль          | Супер-<br>фосфат         | Лесная<br>почва          | Автор *         |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------|--------------------|------------------------|--------------------------|--------------------------|-----------------|
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | Темноцветная (Джаныбек)             | Однолетки          | 12,1<br>1,31<br>0<br>0 | 12,3<br>1,33<br>ед.<br>0 | 13,4<br>1,44<br>ед.<br>0 | Мишустин, 1955а |
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | То же                               | Двухлетки          | 18,9<br>4,2<br>34<br>— | 20,2<br>4,8<br>5<br>—    | 21,2<br>5,5<br>100<br>—  | То же           |
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | Светло-каштановая (Аршань-Зельмень) | Однолетки          | 19,0<br>3,56<br>5<br>— | 19,6<br>4,02<br>2<br>—   | 20,4<br>4,56<br>50<br>—  | »               |
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | То же                               | Двухлетки          | 25,2<br>—<br>21<br>—   | 25,0<br>—<br>3<br>—      | 34,5<br>—<br>84<br>—     | »               |
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | »                                   | Однолетки          | 12,9<br>1,18<br>0<br>0 | 16,8<br>1,44<br>0<br>0   | 15,1<br>1,40<br>0<br>0   | »               |
| Высота сеянца, см<br>Сухой вес, г<br>Число растений с микоризой, %                                             | »                                   | Двухлетки          | 14,7<br>1,89<br>1      | 18,4<br>2,52<br>35       | 17,4<br>1,80<br>25       | »               |

\* Опыты Мишустина проведены в 1950—1953 гг., Рунова—в 1951—1953 гг.

чернозем вызывало более благоприятное действие, чем лесная почва.

Интенсивность микоризообразования в древесном, гипновом и древесно-тростниковом торфах удалось нам значительно повысить внесением Са, NPK и Са + NPK. Лучшие результаты достигнуты добавлением NPK.

Среди других приемов, способствующих образованию микоризы и развитию дуба в степи, Красовской (1952а) было испытано мульчирование посевов дуба в лугово-черноземной почве посредством дубравной почвы, перегноя (опилочный сыпец) и соломы. По данным Красовской, это мероприятие способствовало более ранней дифференциации корней и развитию микоризы. Лучшие показатели дали мульчирование дубравной почвой и соломой. Дубравная почва и мульча из перегноя применялись в количестве 1 кг на лунку в слое толщиной 3,5—4,2 см и диаметром около 20 см. Соломенная мульча — в виде ржаной ненарезанной соломы по всей полосе гнезд толщиной слоя около 5 см. Все варианты, включая контроль, получили по 90 г дубравной почвы. Определенный эффект оказало гипсование солонцов, проведенное нами в вегетационных условиях в солонцеватых почвах Теллермана.

Для сосны сравнимых данных о действии микробных препаратов и лесной почвы нет.

Обследование нами девятилетних опытов Большаковой, заложенных в условиях полупустынь на темноцвечной почве в Джаныбеке, показало, что внесение *Azotobacter chroococcum* и *Trichoderma ligninum* положительно влияло на развитие дуба, но все же действие местной лесной почвы было лучшим. По данным Малышкина, в темно-каштановых почвах (Саратовская обл.) более эффективное действие показал бактериальный препарат, а не лесная почва. В литературе есть и другие случаи, указывающие на благоприятное действие биопрепаратов, но, к сожалению, сравнить их эффективность с лесной почвой не представляется возможным, так как опыты были проведены не на одинаковом фоне.

Стимулировать микоризообразование в древесном и гипновом торфах нам удавалось также и при внесении чистых культур *Azotobacter chroococcum*. Кроме того, благоприятный эффект был получен от внесения этого микроорганизма на фоне Са в древесный, древесно-тростниковый — на фоне NPK, а в древесно-тростниковый и на фоне Са + NPK. Однако развитию растений в этих вариантах способствовали только Са и Са + NPK.

Как мы указываем в дальнейшем при расшифровке действия лесной почвы, эффективность ее складывается из действия микрофлоры и микоризообразующих грибов, но в основном зависит от последних. Поскольку и без внесения лесной почвы во многих случаях наблюдается образование микоризы, благо-

приятное действие, вызываемое лесной почвой, следует отнести за счет большей активности типичных лесных грибов-микоризообразователей (табл. 72).

Т а б л и ц а 72

Интенсивность микоризообразования у однолетних сеянцев дуба при внесении лесных и нелесных почв (Частухин, 1954)

| Интенсивность микоризообразования, баллы | Число микоризных растений, %   |                     |                                                                  |
|------------------------------------------|--------------------------------|---------------------|------------------------------------------------------------------|
|                                          | без внесе-ния лес-ного гу-муса | внесен лесной гумус | внесен черно-зем из Усма-ни, где обиль-но образова-лась микориза |
| 3                                        | 1,4                            | 7,7                 | 0                                                                |
| 2                                        | 6,4                            | 8,6                 | 3,2                                                              |
| 1                                        | 4,3                            | 10,3                | 6,4                                                              |
| Микориза отсутствует                     | 87,9                           | 73,4                | 90,4                                                             |

Данные нашего вегетационного опыта показали, что при внесении лесной почвы и почвы из целинной некосимой степи (обе из Воронежской обл.) лучшее микоризообразование и развитие однолетних сеянцев дуба отмечалось в сосудах, где была добавлена лесная почва.

Повышенная активность микоризообразующих грибов лесной почвы наблюдалась нами и в другом опыте (табл. 73), в котором

Т а б л и ц а 73

Сравнительное действие естественно образовавшихся микориз и при внесении лесной почвы на развитие однолетних сеянцев дуба (почвенная культура)

|                                                                 | Число листьев | Высота стволика, см | Диаметр стволика, мм | Диаметр корня, мм | Длина корня, см | Сухой вес, г |          |       |       | Число растений с микоризой, % | Число микоризных корешков на 100 не-микоризных, % | Образовавшаяся микориза              |
|-----------------------------------------------------------------|---------------|---------------------|----------------------|-------------------|-----------------|--------------|----------|-------|-------|-------------------------------|---------------------------------------------------|--------------------------------------|
|                                                                 |               |                     |                      |                   |                 | листья       | стволика | корня | общий |                               |                                                   |                                      |
| Контроль (почва из совхоза «Красный маяк»)                      | 8,7           | 13,3                | 4,6                  | 4,4               | 44,0            | 0,99         | 0,68     | 3,42  | 5,09  | 100                           | 242                                               | Длинная, коричневая, с тонким чехлом |
| Лесная почва из молодых дубовых лесонасаждений (Ленинские горы) | 6,5           | 15,5                | 4,7                  | 5,7               | 44,0            | 0,85         | 0,71     | 4,60  | 6,10  | 100                           | 68                                                | Бесцветная * и длинная, коричневая   |

\* Вносились бесцветная микориза.

добавление лесной почвы при значительно меньшем количестве образовавшихся микориз оказало более эффективное действие на развитие сеянцев дуба.

Об этом свидетельствует то, что внесение лесной почвы ускоряет и своевременно обеспечивает микоризообразование у сосны (Митчелл, Финн, Розендаль, 1937), ели (Мак-Комб, 1943), лиственницы (Церлинг, 1958) и дуба (Лобанов, 1952а).

Отметим, что естественное заражение сеянцев грибами, находящимися в почве посадок, обычно бывает очаговым и неравномерным (Алесковский, 1954; Частухин, 1955; Церлинг, 1958), что также приводит к тому, что многие сеянцы получают микоризу только в последующие годы.

### **ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЧИСТЫХ КУЛЬТУР МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ ДЛЯ ВЫРАЩИВАНИЯ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД**

#### **Способ внесения и приживаемость чистых культур микоризообразующих грибов**

Внесение микоризообразующих грибов в почву возможно чистыми культурами мицелия, выделенного из спорофоров или микоризных окончаний, кусочками плодового тела, спорами грибов, корнями с микоризами, с саженцами или сеянцами и вместе с лесной почвой. Чистые культуры микоризообразующих грибов вносились в большинстве случаев в почву при посеве семян. Однако некоторые исследователи пользовались и заражением семян (Федотова, 1956; Кальметьев, 1956; Малышкин, 1955б; Возняковская, 1952). В последнем случае производили как предпосевную обработку, так и заражение при хранении семян в буртах (Гельцер, 1952а).

Чистыми культурами обрабатывались и саженцы [Пушкинская (цит. по Мишустину, 1955а); Гельцер, 1952а]. В этих случаях корневые системы заражались обмакиванием в водную суспензию гриба (Пушкинская), или чистые культуры грибов вносились непосредственно в почву вблизи ствола (Гельцер, 1952а).

Большую роль играет и способ внесения грибов-микоризообразователей в почву (Соботка, 1955в, 1956а, 1956б; Петреску и Джорджеску, 1955; Мозер, 1958а, 1958в; Власов, 1955). В данном случае важен выбор соответствующего субстрата при использовании микоризообразующих грибов. Но несмотря на то, что еще в 1938 г. Рейнер подняла вопрос о стандартизации методики внесения их в полевых испытаниях, единого подхода нет. Все это приводит к несравнимым данным. Использовались чистые культуры, выращенные на искусственных твердых (обычно агаризованное сусло), жидких (питательные среды различного состава) и естественных (почва, торф, лиственной опад) средах.



Наиболее распространен способ внесения чистых культур, выращенных на твердом питательном агаре [Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Гендина, 1956, 1957; Эглите, 1955; Пушкинская (цит. по Мишустину, 1955а); Крангауз, 1955; Возняковская 1952; Мозер (1956, 1958а); Рунов, 1955; и Малышкин, 1955б]. Отметим, что почти каждый исследователь варьировал способ внесения. Рейнер большие куски питательного субстрата (сусло-агар или пивную дробину, смоченную пивным суслом) с выросшим на нем мицелием гриба предварительно тщательно растирала с песком. Рунов, Эглите и Пушкинская растирали культуру с песком и смешивали с определенной порцией почвы. Крангауз, Гендина и Возняковская готовили из гриба, выросшего на агаровом сусле, водную суспензию. Мозер (1956) вносил нерастертые кусочки агара, зараженные грибом.

В СССР внесение микоризообразующих грибов в жидких культурах было предложено и применено в производственных посевах дуба и сосны Худяковым и Возняковской (1953).

Жидкие культуры грибов в виде густой суспензии гиф применили также Сobotка, Мозер и Петреску и Джорджеску. Сobotка просто вносил суспензию гиф гриба, выращенного в жидкой питательной среде. Мозер (1956) воспользовался методом, предложенным Викином, Келлером, Шеллингом и Стоклай (Wiken, Keller, Schelling, Stockli, 1951). Основные массы мицелия выращивались в больших стеклянных банках на питательной среде. Для быстрого разрастания грибов, вносимых для заражения, пленки грибов растирались со стеклянными бусами. При посеве выращенная на качалке до желаемой величины кусочков масса мицелия еще раз дробилась в воде при помощи соответствующего размера бус (Приложение 4).

Культуры грибов, выращенные на естественных природных средах, применялись Возняковской, Пушкинской, Власовым, Сobotка, Мозером и Бокор. В этом случае субстратом служили почва, торф, опилки и хвоя с добавлением в иных случаях питательных и даже ростовых веществ.

Данные, полученные учеными при применении различных способов внесения чистых культур, довольно разнообразны. Рейнер и Нелсон-Джонс (1949) получили хороший эффект для хвойных от применения растертой с песком чистой культуры гриба. Мозер (1958а) считает, что внесение гриба в виде кусочков мицелия или суспензии не надежно. Он пишет, что если в одном случае можно получить хорошие результаты, то в других они сомнительны и даже отрицательны.

На нерациональность применения в полевых условиях жидких культур грибов ссылается и Сobotка (1955в, 1956а, 1956б). Из приведенного материала видно, что одной из задач при перенесении чистых культур грибов в практику лесоводства нужно считать подбор субстрата по свойствам, приближающимся

к природным, т. е. в котором грибница могла бы быстро разрастаться, долгое время сохранять жизнеспособность и легко приживаться при внесении ее в почву. Особенно важны первые этапы приживаемости грибов в почве.

Однако по этому вопросу в литературе существуют довольно скудные данные. Из советских ученых, занимавшихся этим вопросом, можно указать на Худякова, Возняковскую и Рыжкову (цит. по Возняковской, 1954), а из зарубежных — Сobotку (1955в, 1956а, 1956б) и Мозера (1956, 1958а, 1958в).

Эти ученые пришли к одинаковому выводу, что внесение чистых культур грибов-микоризообразователей в полевых условиях рационально лишь на субстратах, приближающихся к природным. Сobotка полагал, что в таких средах гриб остается жизнеспособным до появления первых корешков.

В качестве природного субстрата Худяков, Возняковская и Рыжкова применили черноземовидную почву Владимировского ополья, привезенную из Юрьева-Польского. Мицелий вносился в почву в виде суспензии вместе с питательной средой (капустный или картофельный отвар), содержащей глюкозу, витамин В<sub>1</sub> и азотнокислый аммоний. Сobotка выращивал грибы на сосновых стерилизованных опилках, торфе, сосновой, лиственничной и еловой хвое и даже на тканях и пластмассе. Для повышения питательных свойств этих сред автор вносил 2%-ный раствор глюкозы. Лучшее развитие грибов наблюдалось на еловой хвое с добавлением глюкозы, однако этот субстрат, внесенный в почву, оказывал неблагоприятное воздействие на развитие сеянцев сосны (Приложение 5).

Внесение торфа в хорошую полевую почву при посадке дуба такого влияния не оказало. Если в первый год вегетации было незначительное снижение средней высоты сеянцев, то количество развившихся хороших дубков было в 5,5 раза больше, чем в контроле. С течением времени действие торфа все улучшалось и после третьего вегетационного периода высота дубков повысилась на 12,2% по сравнению с контролем.

Приведенный пример с достаточной убедительностью показывает, что при выборе субстрата для размножения микоризообразующих грибов необходимо учитывать и его действие на сеянцы.

Большое количество естественных субстратов было испытано Мозером (1958в). Им были опробированы стерилизованные субстраты: березовая подстилка, опавшие кедровые иглы, кедровый лесной перегной, лесная почва из-под кедра, смесь лесного перегноя из-под кедрового леса и торфяной пыли (низового торфа), смесь торфяной пыли с лиственничными и сосновыми иглами или листвой. Наиболее пригодными автор нашел торфяную пыль и смесь торфяной пыли вместе с лиственничными и сосновыми иглами или листвой с добавлением питательных

веществ в виде глюкозы, фосфора и азота. Внесение ростовых веществ или Са также оказало благоприятное действие на развитие некоторых грибов. Не лишены интереса данные Частухина (1955), в опытах которого развития гриба *Boletus luteus* на сосновой хвое не наблюдалось. Отрицательные результаты этот автор получил также при применении стерилизованных листьев и лесных подстилок в разных стадиях распада для выращивания грибов *Amanita muscaria*, *A. phalloides* и *Boletus subtomentosus*. Отсутствие роста на этих субстратах Частухин объясняет неспособностью грибов развиваться за счет стойких лигно-целлюлозных соединений подстилки. Однако отсутствие роста грибов можно объяснить и тем, что глюкоза в опыт не вносилась.

Стоит отметить предложение Рейнер (1938) использовать культуры грибов, предварительно выращенные в кучах или грядках из соответствующего органического вещества. Рейнер приводит данные положительного действия культуры *Boletus granulatus*, выращенного на волокнистом материале, пропитанном питательным субстратом, на развитие сосны *Pinus merkusii*.

Несмотря на многочисленные факты, подтверждающие эффективное действие чистых культур грибов на микоризообразование и развитие сеянцев древесных пород, в этом вопросе существует еще много неясного: действительно ли внесенные грибы приживаются в почве, образуют микоризу и через посредство последней оказывают свое благоприятное действие. Вопрос этот приобретает особую остроту в связи с образованием микоризы во всех опытах и в контроле. Обследование нами девятилетних посадок дуба в Деркуле показало, что не только на делянках, где были внесены чистые культуры грибов, но и в контроле образовалась однотипная микориза, которая, по-видимому, произошла от произрастающей там в массе склеродермы. Более или менее убедительные данные о действительной приживаемости микоризообразующих грибов имеются у Никитинского и Самуцевича и в опытах Хэча (1936а), где наблюдалось образование микориз при внесении чистых культур грибов в степную почву, в которой, по данным Хэча, грибы-микоризообразователи отсутствовали.

Наши вегетационные почвенные нестерильные, а также мелкоделяночные опыты, в которых варьировали субстрат, сроки посева семян, способы посева семян и возраст культур показали, что разрастание грибницы от подсеваемых инокулюмов не наблюдается. Образовавшиеся в различных вариантах при внесении чистых культур микоризы не отличались по форме и цвету от контрольных. Поскольку при микроскопировании разница также не была обнаружена, создавалось впечатление, что микориза образовалась грибами, существующими в почве. Стимулирующее действие в этих случаях следует отнести за счет продуктов метаболизма внесенных чистых культур грибов, так как

в стерильной почве, где микоризообразования не наблюдалось, чистые культуры оказывали заметный эффект на развитие семян (см. главу IV).

К сожалению, большинство ученых, изучающих воздействие чистых культур грибов на древесные породы, не исследовало микоризы под микроскопом для установления, действительно ли образовавшаяся микориза принадлежит к внесенной культуре или мы имеем дело с микоризой, естественно образовавшейся (Соботка, 1955а, 1957; Петреску и Джорджеску, 1955).

Некоторые попытки были сделаны в направлении идентификации микоризы с внесенной культурой Рейнер и Нелсон-Джонс (1949), Крангауз (1955), Гнутенко и Панковой (1955). Гнутенко и Панкова применили метод сравнения грибницы, выросшей в чистой культуре, с грибницей, отходящей от микориз (был взят один из признаков — наличие пряжек). Однако Крангауз, используя этот же сравнительно-морфологический метод, пишет, что он не дал четких результатов. Рейнер и Нелсон-Джонс (1949) и Крангауз (1955) применили, с нашей точки зрения, уже более надежный метод повторного выделения и сравнения чистых культур, полученных из микоризных корешков с чистыми культурами из плодовых тел грибов. По мнению ученых, факт морфологического сходства (окраска колоний, цвет, ветвление гиф и пр.) является достаточным доказательством приживаемости внесенной культуры.

Способ, примененный Рейнер и Крангауз, вследствие трудности получения культур микоризообразующих грибов из микориз мало доступен. Кроме того, внесенный Рейнер гриб *Boletus bovinus* присутствовал в данной почве, следовательно, относить образовавшиеся микоризы за счет этой культуры нет достаточных оснований.

Мы считаем, что при использовании чистых культур грибов большое значение будет иметь метод получения микориз в стерильных культурах. Изучение форм, строение микориз и условий их образования в стерильных культурах может оказать большую помощь. Наши данные по образованию микориз у однолетних семян сосны от внесения чистых культур грибов-микоризообразователей *Amanita muscaria*, *Boletus luteus*, *Rhizoglyphus involutus* показали, что образовавшиеся в одинаковых условиях и одного возраста микоризы различались по величине, цвету, а также толщине чехла (см. главу II).

Таким образом, в случае рекомендации чистых культур грибов для практического использования требуется основательная доработка вопроса и в первую очередь не только по подбору подходящего субстрата для выращивания и разведения чистых культур микоризообразующих грибов, но и изучению условий их приживаемости в различных почвенных разностях и образования ими микоризы. Задача эта не представляется легко разре-

шимой, особенно учитывая разнообразие типов почв, а также и признаков, присущих каждой данной почве — состав, влажность, аэрация, кислотность, содержание минеральных и органических соединений и пр. Большую роль должны играть и взаимоотношения, существующие в почве между микробной ассоциацией и микоризообразующими грибами, которые могут быть как антагонистическими (Нелсон-Джонс), так и благоприятствующими (Малышкин, 1955б). Полученные нами данные в условиях лабораторного опыта показали плохую приживаемость микоризообразующих грибов в стерильных почвах и полное отсутствие роста в нестерильных. В опытах были использованы светло-каштановая почва (Аршань-Зельмень), темноцветная почва (Джаныбек), чернозем (Каменная степь и Деркуль) и супесь (Теллерман). На стерильном черноземе, смешанном с песком (2 г чернозема и 1 г кварцевого песка), *Amanita muscaria* и *Boletus edulis* не развивались вовсе. Рост *Boletus edulis* хоть и наблюдался во всех вариантах, но был поверхностным и слабым. Грибница стелилась по поверхности субстрата, но в глубину не проникала. В темноцветных почвах и в черноземе грибы развивались лучше. Оптимальный процент влажности для развития гриба *Boletus luteus* в темноцветных почвах равнялся 60% от полной влагоемкости почвы. Границы лучшего развития в черноземах лежали в пределах 60—80, а в темноцветных почвах и супеси — в пределах 50—60% от полной влагоемкости почвы.

Вырастить *Boletus luteus* в этих же нестерильных почвах также не удалось. Наблюдаемый вначале небольшой прирост мицелия происходил за счет среды, с которой вносился инокулюм. К таким же результатам привело выращивание *Amanita muscaria* и *Boletus edulis* при различной влажности на нестерилизованных черноземах, привезенных из Каменной степи Воронежской обл.

Аналогичные данные были получены нами при выращивании микоризообразующих грибов *Boletus bovinus*, *B. luteus*, *B. subtomentosus*, *Amanita muscaria* и *Paxillus involutus* на различных нестерильных торфах, дерновой почве, сероземе, дерново-подзолистой почве, а также компосте и листовом дубовом опаде. К отрицательным результатам при применении нестерильных субстратов пришли Сobotка и Мозер.

Избрав основным фоном стерилизованный чернозем из Деркуля, мы в дальнейшем пытались улучшить развитие в нем микоризообразующих грибов добавлением глюкозы, различных органических веществ, фосфора и питательных сред.

В черноземе вносились: 1) глюкоза из расчета 20 г на 1 кг почвы; 2) 0,25 г кислого фосфорнокислого аммония и 20 г глюкозы на 1 кг почвы; 3) среда Мелина с гидролизатом казеина в качестве источника азота, и гидролизатом дрожжей; 4) опилки в отношении 1 : 1 и 7-баллинговое сусло; 5) опилки и среда Мели-

на с гидролизатом казеина и автолизатом дрожжей; 6) кукурузный настой (концентрацией 3 г на 100 мл среды); 7) суперфосфат из расчета 2,5 г на 1 кг почвы; 8) размолотый овес в отношении 1 : 10; 9) солому в отношении 1 : 100; 10) 7-баллинговое сусло и 11) древесный уголь в отношении 6 : 1. Однако ни в одном из указанных вариантов развития мицелия грибов *Amanita muscaria*, *Amanita rubescens*, *Boletus subtomentosus*, *Boletus variegatus*, *Boletus edulis*, *Boletus bovinus* и *Boletus luteus* не наблюдалось. Слабый рост отмечался у гриба *Amanita muscaria* при добавлении кислого фосфорнокислого калия в количестве 22,2 мг на 100 г чернозема, смешанного с кварцевым песком в отношении 3 : 1. Внесение 5%-ного раствора автолизата дрожжей в сероземы из Теллермана и черноземы из Каменной степи на приживаемость *Amanita muscaria* никакого действия не оказало. Не улучшало развития *Amanita muscaria*, а также *Boletus luteus*, и *Boletus bevinus* внесение в сероземы микроэлементов (бора, марганца и молибдена) и рекомендуемой Возняковской для почвенных культур картофельной среды. Таким образом, стерильные почвы также являются явно неподходящим субстратом для выращивания на них микоризообразующих грибов.

Добавление при выращивании *Boletus luteus* в стерильный и нестерильный чернозем (1 часть чернозема и 3 части кварцевого песка) продуктов метаболизма корней, которые были взяты из двухмесячной чистой культуры корней сосны, также привело к отрицательным результатам. Предполагая, что приживаемость микоризообразующих грибов в природе, в полевых условиях в большой степени зависит от присутствующей микрофлоры, нами были поставлены опыты с внесением различных количеств почвенных растворов из лесной почвы и отдельных групп микроорганизмов. Почвенные растворы вносились отфильтрованными через бумажный фильтр и фильтр Зейтца в нестерильный и стерильный чернозем. В результате опыта, который проводился с грибом *Boletus subtomentosus*, можно было наблюдать в вариантах, где был внесен отфильтрованный через бумажный фильтр почвенный раствор или, другими словами, почвенная микрофлора, что мицелий гриба не развивался. Почвенный раствор, внесенный в малых количествах и отфильтрованный через фильтр Зейтца, наоборот, несколько способствовал развитию гриба. Гриб вносился из культуры, выращенной на жидкой питательной среде.

Кроме этого, влияние микрофлоры на приживаемость микоризообразующих грибов в стерильном черноземе исследовалось со следующими культурами: аммонификаторами, денитрификаторами, нитрификаторами, целлюлозоразрушающими (цитофага), азотобактером (*Azotobacter chroococcum*) и дрожжами (*Toxulopsis sanguinea*). Вначале чернозем заражался культурами микроорганизмов. Через шесть дней был сделан микробиологический



анализ на присутствие внесенных микроорганизмов и произведен одновременный посев чистых культур грибов-микоризообразователей *Amanita muscaria* и *Amanita tubescens*. Микробиологический анализ показал обильное развитие всех внесенных культур микроорганизмов, за исключением азотобактера и нитрифицирующих бактерий. В результате, несмотря на несколько повторных подсевок культур микоризообразующих грибов, ни в одном из вариантов грибы не прижились. Отрицательные результаты получены и в вегетационных опытах при внесении микрофлоры лесных почв, а также *Azotobacter chroococcum* и *Trichoderma lignorum* в присутствии семян сосны и дуба. Под семена дуба вносился почвенный раствор из-под дубовых насаждений, под семена сосны — из-под хвойного леса. Как отдельный вариант применялся почвенный раствор лесной почвы из-под взрослых и из-под молодых лесонасаждений. Под сосну вносились культуры *Boletus bovinus* и *Boletus luteus*, а под дуб *Boletus subtomentosus*. Опыт проводился на стерилизованных дерново-подзолистых, смешанных с перегноем и кварцевым песком почвах в отношении 1 : 1 : 1. Развитие гриба и образование микоризы ни в одном варианте опыта не наблюдалось.

Опыты с *Azotobacter chroococcum* и *Trichoderma lignorum* проводились также и в нестерильных торфах (гипновом, древесностружечном, древесном) с подсевом чистых культур гриба *Boletus luteus* и *Boletus bovinus*. Поскольку всюду образовалась микориза, однотипная с контролем, считаем, что и здесь указанные микроорганизмы не способствовали приживаемости микоризообразующих грибов.

Предполагая, что неудача при выращивании микоризообразующих грибов может зависеть и от субстрата, с которым вносится инокулюм (сусло-агар, жидкая питательная среда или почва), а также чтобы уяснить пути развития грибов при внесении их в полевых условиях, мы произвели заражение стерилизованных и нестерильных черноземов грибами *Boletus edulis* и *Boletus bovinus*, выращенными на сусло-агаре, в жидких питательных средах и на почвенных культурах; грибы вносились вместе с субстратами. Несмотря на преимущество жидких культур за счет возможного многоочагового заражения почвы, а почвенных за счет адаптации гриба к сходным с почвой условиям, грибница ни в одном случае в почве не прижилась. Добавление в почву картофельной среды, которая, по мнению Худякова, способствует приживаемости грибов в почве, положения не изменило. Те же данные были получены и в условиях вегетационного опыта в стерилизованных и нестерильных дерново-подзолистых почвах с грибами *Boletus edulis*, *Boletus subtomentosus* и *Amanita rubescens* при наличии семян дуба и *Boletus bovinus*, *Boletus luteus*, *Boletus edulis* и *Amanita muscaria* при наличии семян сосны. Заражение жидкими культурами грибов различного воз-



раста (13-, 37- и 51-дневными) не изменило создавшегося положения, роста грибов не наблюдалось, и микориза не образовывалась.

В вегетационных опытах, поставленных с целью получения микоризы у сеянцев сосны и дуба с грибами-микоризообразователями в стерилизованных и нестерильных почвах, получены аналогичные результаты. В данном случае культуры грибов вносились в разнообразные субстраты — перегной, различные торфа низинного, верхового и переходного типов, смесь почвы и торфа в различных пропорциях, лесную почву, лесную почву с торфами и с опадом перепревших и неперепревших листьев, смесь кварцевого песка с черноземом в различных пропорциях, различные почвы (чернозем, подзол, дерново-подзолистую с перегноем и песком в отношении 1 : 1 : 1), стерилизованные и промытые почвы. Ни в одном случае грибы не прижились, о чем мы судили по образованию микоризы и наличию грибницы вокруг сосущих корешков. Как видно, вносимая микрофлора и различные способы посадки культур (жидкие, твердые и почвенные) также не способствовали приживаемости грибов в почве. На основании этого мы, так же как и Мозер, считаем, что неудачу выращивания грибов-микоризообразователей в нестерильных почвах можно отнести за счет конкуренции быстро развивающихся микроорганизмов с медленно растущими микоризными грибами за доступные питательные вещества.

Вносимый субстрат должен содержать минимальное количество доступных для других микроорганизмов питательных веществ за счет использования их во время культуры в искусственных условиях самим микоризообразующим грибом.

Возможно, что для приживаемости грибов-микоризообразователей как в нестерильных субстратах, так и в полевых испытаниях в дальнейшем большую положительную роль могут сыграть некоторые антибиотики, поэтому мы заостряем внимание на предложении, высказанном Хэгкайло и Пальмером (1957) и Хэгкайло (1957), о применении биоцидов для подавления почвенной микрофлоры в первые этапы приживаемости микоризообразующих грибов. Проведенные опыты с достаточной ясностью показали нецелесообразность дальнейшего применения для выращивания микоризообразующих грибов нестерильного субстрата и стерилизованных почв.

В дальнейшем мы занялись стерилизованными природными органическими субстратами. Были испробованы компосты, дерновая земля, листовый дубовый опад и торф различного происхождения. Среди указанных субстратов торф привлек особое внимание легкой увлажняемостью и способностью удерживать много влаги, сохраняя при этом хорошую аэрируемость.

Применение в качестве субстрата стерильного торфа привело действительно к положительным результатам. Исследовались 10

различных по образовавшим их растительным сообществам и агрохимическому составу торфов — осоковый, древесный, древесно-тростниковый, древесно-осоковый, гипновый, охристый, известковистый, сфагновый, шитковский и пушице-сфагновый. Среди них были низинные, переходные и верховые.

Опыты закладывались вначале при относительной влажности торфов, равной 50, 60, 70, 80, 90 и 100%. В дальнейшем мы ограничились оптимальной влажностью 80% для выращивания грибов на этом субстрате. Торф стерилизовался сухим с последующим увлажнением его стерильной водопроводной водой. Заражение производилось суспензией мицелия грибов *Boletus bovinus*, *Boletus luteus* и *Boletus subtomentosus*, выращенных в жидкой питательной среде. Результаты опытов показали (Шемаханова, 1961а), что *Boletus luteus* и *Boletus subtomentosus* могут развиваться только на древесном и древесно-осоковом торфах низинного типа. В верховых и переходных торфах указанные грибы-микоризообразователи не росли. *Boletus bovinus* обладает более широким спектром, развиваясь также на гипновом, осоковом и шитковском торфах.

Огромную роль при выращивании на торфах грибов-микоризообразователей сыграло добавление глюкозы и витамина В<sub>1</sub>. Внесение глюкозы в количестве 50 мг на 1 г сухого веса торфа сильно способствовало развитию грибов, которые росли не только по поверхности, но и пронизывали весь субстрат (рис. 57 и 58).



Рис. 57. Развитие *Boletus subtomentosus* на различных субстратах с добавлением глюкозы

а — осоковый торф; б — гипновый торф; в — охристый торф; г — шитковский торф; д — дерновая земля

В этом случае лучший рост микоризообразующих грибов также наблюдался на низинных торфах, осоковом, гипновом и древесно-осоковом, которые, по-видимому, ими лучше усваиваются. Хорошо развивались на гипновом и древесном торфах с добавлением глюкозы *Amanita muscaria* и *Paxillus involutus*.

Считая, что минимальное количество глюкозы, обеспечивающее хорошее развитие грибов-микоризообразователей, при внесении торфа в почву создаст и лучшие условия для микоризообразования, нами были поставлены опыты, уточняющие дозу глюкозы. Варианты опыта заражались грибами *Boletus luteus* и *Boletus bovinus*.

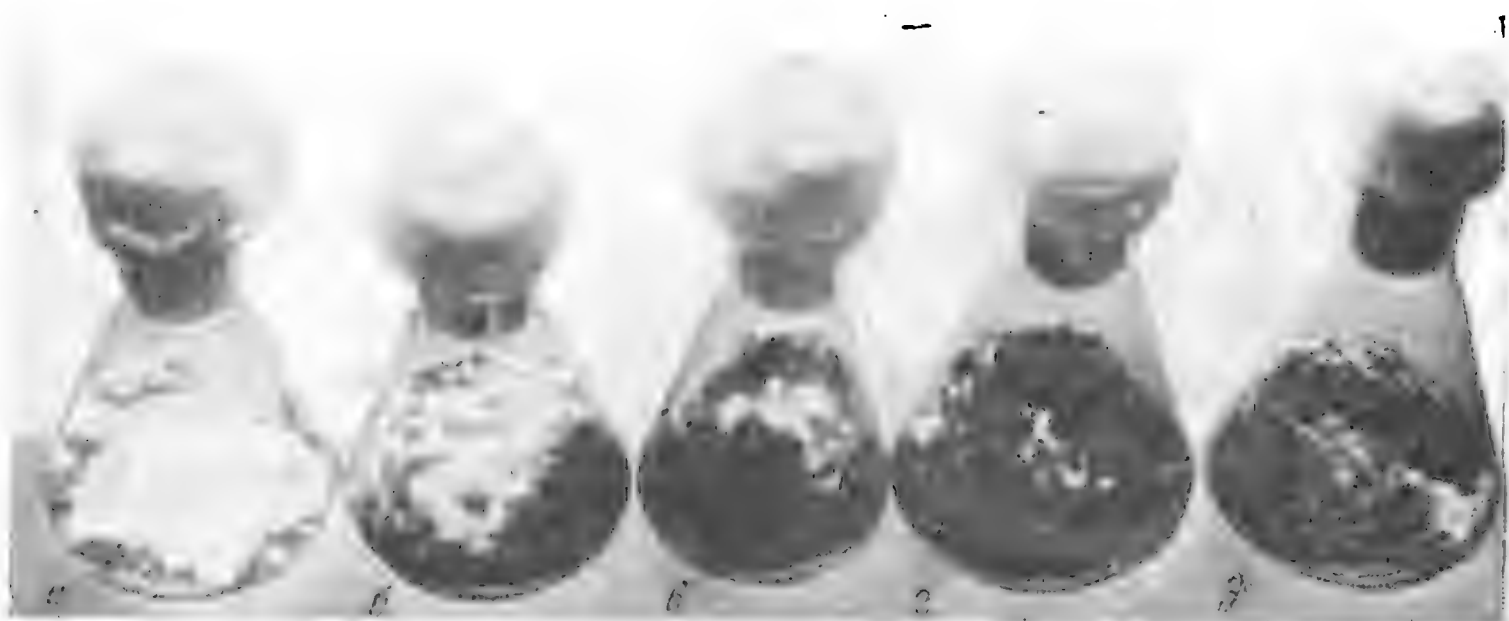


Рис. 58. Развитие *Boletus luteus* на различных субстратах с добавлением глюкозы

а — дерновая земля; б — осоковый торф; в — гипновый торф; г — охристый торф; д — шитковский торф

В результате выяснилось, что *Boletus luteus* предпочитает дозу 50 мг на 1 г сухого веса торфа. Что касается *Boletus bovinus*, то различия его в росте при добавлении глюкозы в пределах от 50 до 0,125 мг на 1 г сухого веса торфа установить не удалось. Добавление минеральных веществ в количествах, входящих в среду Мелина, в древесный и осоковый торфа, существенного значения на развитие грибов не оказало. Однако внесение витамина В<sub>1</sub> в количестве 0,1 мкг на 1 г сухого веса всегда способствовало развитию грибницы (Шемаханова, 1961а). Добавление в торф минеральных удобрений (NPK), коровяка и в иных случаях извести в дозах, вносимых при изготовлении торфоперегнойных кубиков (см. стр. 87), отрицательно сказалось на развитии грибов *Boletus bovinus* и *B. luteus*. Существенно отметить, что культуры грибов *Boletus luteus* и *Boletus subtomentosus*, выращенные в торфе с глюкозой и хранившиеся в нем в сухом состоянии более 20 месяцев, легко выделяются на питательные среды. Интенсивность роста такого мицелия значительно усиливается. Хорошее разрастание мицелия микоризообразующих грибов на некоторых низинных торфах и долгое сохранение жизнеспособности их в неблагоприятных условиях хранения указывают на перспективность применения этого субстрата при внесении чистых культур грибов в полевых условиях при посадке леса. На основании своих данных Бокор (1958) также рекомендует

применять в лесоводческой практике чистые культуры грибов, выращенные на специально обработанном торфе (торф дважды промывается, сушится и насыщается питательным раствором). Для лучшей приживаемости культур Бокор предлагает вносить предварительно танин или дубовую кору, которые, как он считает, защищают грибы от нападения местной бактериальной флоры. Последнее мероприятие особенно благоприятно действует при нейтральной или слабощелочной реакции почвы. В то же время надо учитывать, что внесение хорошо развитой грибницы вместе с подходящим субстратом не всегда может привести к желаемым результатам. Сobotка (1955а) пишет, что при внесении чистых культур грибов, выросших на рекомендуемом им субстрате — еловой хвое, в гумус, песок и огородную почву, наименее пригодной для роста и приживаемости грибов оказалась последняя.

В связи с наблюдаемым благоприятным эффектом, полученным при испытании чистых культур грибов, некоторые ученые (Возняковская, 1954, стр. 216) считают, что первоочередной задачей является испытание их в широких производственных опытах. Но на основании приведенных данных очевидно, что накопленного материала для этого недостаточно. В настоящее время наметились основные вехи — изучение условий приживаемости и дальнейшего развития чистых культур в почвах и выбор наиболее эффективных грибов для отдельных климатических и почвенных зон, — на которые следует в первую очередь обратить серьезное внимание.

Отбор наиболее пригодных для микоризации грибов (Частухин, 1952а) следует производить на основе знания ценозов шляпочных грибов, произрастающих в окружающих лесонасаждениях. Несомненно, что эколого-географический фактор должен иметь большое значение. Местные штаммы грибов более адаптированы к местным условиям, поэтому можно предполагать, что приживаемость а, возможно, и активность чистых культур, выделенных из таких штаммов, будет выше.

Однако по данным советских ученых, чистые культуры некоторых грибов (*Boletus luteus* и *Boletus bovinus*), выделенные из спорофоров, собранных в Московской обл. и использованные в различных областях РСФСР, оказали благоприятное действие на развитие сеянцев. Положительный эффект от применения чистой культуры *Boletus bovinus*, выделенной в Московской обл., на развитие сеянцев сосны в условиях Придонских песков получил Власов (1955). Из данных Крангауз (1955), которая испытывала одновременно чистые культуры, выделенные ею из микориз дуба и из спорофоров грибов, произрастающих в условиях сухой степи, и культуры, выделенные из спорофоров в подзолистых почвах Подмосковья, видно, что культуры, выделенные из грибов Московской обл., образовывали микоризу хуже. Интересны

также факты, приведенные в работах Крангауз и Власова, отмечающие хорошее воздействие на развитие сеянцев сосны и дуба чистых культур грибов, выделенных из микориз других пород.

Случаи образования микоризы при разведении экзотических видов хвойных указывают на быструю приспособляемость микоризообразующих грибов к окружающим условиям (Келли, 1952, стр. 101).

### **Мероприятия по улучшению действия чистых культур микоризообразующих грибов**

Эффективность действия, оказываемого чистыми культурами микоризообразующих грибов, в некоторых почвах можно усилить внесением минеральных и органических удобрений (Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Эглите, 1955; Кальметьев, 1956). Полевые и вегетационные опыты Рейнер показывают, что чистые культуры *Boletus luteus* на фоне внесенных органо-минераль-фоне компостов, улучшают микоризообразование и развитие сеянцев сосны (Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949, фото 1). Степень воздействия культур зависела от состава примененного компоста. Чистые культуры грибов совместно с компостом К<sub>1</sub>, представляющим собой смесь из соломы и кровяной муки с добавлением азота в количестве 1% от сухого веса компостируемой массы, оказали более благоприятное действие, чем те же культуры, но с компостом К<sub>4</sub>. Компост К<sub>4</sub> содержит одинаковое с компостом К<sub>1</sub> количество азота, но составлен из 50% опилок твердых и мягких пород и 50% березовых листьев и кровяной муки. Вносимое количество обоих компостов равнялось (в полевых опытах) 4,5 кг на 0,8 м<sup>2</sup>. Увеличение эффективности чистой культуры *Boletus luteus* на фоне внесенных органо-минеральных удобрений, содержащих аммиачную селитру, суперфосфат, мел, древесную золу и перепревший навоз и добавленных в темно-серую тяжелосуглинистую почву, было отмечено Кальметьевым.

Эглите, часть полевых опытов которого была поставлена в почвах бедного верещатника на фоне минеральных удобрений, (фосфор и NPK), а также при одновременном внесении торфа и фосфора или торфа совместно с полным минеральным удобрением, пишет, что рост сосны при заражении чистыми культурами грибов *Boletus bovinus* и *Boletus luteus* улучшался только при внесении полного минерального удобрения. Наблюдаемый эффект Эглите относит за счет внесенного с NPK азота. Мы со своей стороны отмечаем, что, хотя внесение азота и увеличивало развитие сеянцев по сравнению с контролем, однако совместное внесение чистых культур вместе с NPK более эффективно (табл. 74).

Т а б л и ц а 74  
Влияние чистых культур микоризообразующих грибов на микоризообразование и рост сеянцев сосны  
в почвах бедного верещатника (Эглице, 1955)

| Вариант                   | Доза удобрения на м² |            |           |      | Однолетки |       |                               |                   | Двухлетки |       |                               |                   |
|---------------------------|----------------------|------------|-----------|------|-----------|-------|-------------------------------|-------------------|-----------|-------|-------------------------------|-------------------|
|                           | торф,<br>кг          | P₂O₅,<br>г | K₂O,<br>г | N, г | высота    |       | число микоризных<br>окончаний |                   | высота    |       | число микоризных<br>окончаний |                   |
|                           |                      |            |           |      | см        | %     | %                             | % к кон-<br>тролю | см        | %     | %                             | % к кон-<br>тролю |
|                           |                      |            |           |      |           |       |                               |                   |           |       |                               |                   |
| Контроль . . . . .        | —                    | —          | —         | —    | 1,2       | 100   | 30                            | 100               | 2,7       | 100   | 75                            | 100               |
| Boletus bovinus . . . . . | —                    | —          | —         | —    | 1,3       | 108,3 | 69                            | 230               | 2,6       | 96,3  | 73                            | —                 |
| Boletus luteus . . . . .  | —                    | —          | —         | —    | 1,2       | 100   | 50                            | 166               | 2,4       | 90,0  | 90                            | 120               |
| Контроль . . . . .        | —                    | 24         | —         | —    | 1,3       | 100   | 48                            | —                 | 2,7       | 100   | 78                            | —                 |
| Boletus bovinus . . . . . | —                    | 24         | —         | —    | 1,3       | 100   | 44                            | —                 | 2,4       | 93    | 67                            | —                 |
| Контроль . . . . .        | —                    | 24         | 8         | 3,5  | 2,6       | 100   | 27                            | 100               | 6,8       | 100   | 91                            | —                 |
| Boletus luteus . . . . .  | —                    | 24         | 8         | 3,5  | 3,1       | 119   | 52                            | 192               | 7,9       | 116   | 91                            | —                 |
| Контроль . . . . .        | 5                    | 24         | —         | —    | 1,3       | 100   | 59                            | —                 | —         | —     | —                             | —                 |
| Boletus bovinus . . . . . | 5                    | 24         | —         | —    | 1,6       | 123   | 62                            | —                 | —         | —     | —                             | —                 |
| Boletus luteus . . . . .  | 5                    | 24         | —         | —    | 1,2       | 92,3  | 61                            | —                 | —         | —     | —                             | —                 |
| Контроль . . . . .        | 5                    | 24         | 8         | 2,1  | 1,4       | 100   | 43                            | 100               | 3,3       | 100   | 92                            | —                 |
| Boletus bovinus . . . . . | 5                    | 24         | 8         | 2,1  | 1,9       | 100,5 | 35                            | —                 | 4,5       | 136,4 | 86                            | —                 |
| Boletus luteus . . . . .  | 5                    | 24         | 8         | 2,1  | 2,1       | 150   | 67                            | 150               | 5,1       | 154,5 | 87                            | —                 |



Повышение эффективности *Boletus luteus* на фоне суперфосфата, внесенного в песчаную мало гумусированную почву в питомнике Кемерово Воронежской обл., отмечала Пушкинская.

Нами изучалось действие чистых культур грибов-микоризообразователей *Boletus bovinus* и *Boletus luteus* на фоне минеральных удобрений и на фоне минеральных удобрений совместно с *Azotobacter chroococcum* или *Trichoderma lignorum* на развитие однолетних сеянцев сосны. Одновременно проводились наблюдения над приживаемостью чистых культур и микоризообразованием. Предполагая, что посадка сосновых сеянцев, выращенных в торфоперегнойных кубиках с хорошо развитой культурой гриба-микоризообразователя и образовавшимися от него микоризами, будет способствовать лучшей приживаемости грибов и сеянцев в полевых условиях, опыт проводился в торфоперегнойных кубиках. Торфоперегнойные кубики были изготовлены на древесном, гипновом и древесно-тростниковом торфах. Микоризообразующие грибы применялись спустя две недели после высева семян. Культуры вносились в виде жидкой суспензии гриба, выращенного в среде Мелина. Опыты проводились на фоне Са, NPK, Са+NPK и без Са и NPK. pH древесного торфа в течение опыта равнялся 6,7—7,3, гипнового — 6,2—6,9 и древесно-тростникового — 5,1—5,2. Внесение Са незначительно сдвигало кислотность торфов в щелочную сторону, примерно от 0,3 до 0,5 и в основном Са действовал как ион.

Полученные данные (рис. 59) показали, что внесение Са, NPK и Са+NPK способствовали развитию сеянцев. Однако добавление к ним чистых культур грибов *Boletus luteus* и *Boletus bovinus* часто еще больше улучшало их состояние. В зависимости от внесенных минеральных веществ и вида торфа в одних случаях лучшее действие оказывала культура *Boletus luteus*, а в других *Boletus bovinus*.

Развитие микориз почти во всех случаях более интенсивно протекало в вариантах с чистыми культурами.

Данные по влиянию чистых культур, внесенных совместно с *Azotobacter chroococcum* (рис. 60) или с *Trichoderma lignorum* (рис. 61), показывают, что внесение микоризообразующих грибов одновременно с азотобактером (рис. 60) далеко не во всех случаях способствовало развитию сеянцев. В чистом древесном торфе лучший результат по сравнению с контролем наблюдался в варианте при совместном внесении чистых культур и азотобактера, на фоне Са действие комбинированного препарата заметно ухудшалось. Внесение NPK и Са + NPK действовало угнетающе.

Внесение в древесно-тростниковый и гипновый торфа NPK и Са+NPK, наоборот, в большинстве случаев способствовало



образованию микоризы, что благоприятствовало развитию семян.

Из данных по действию чистых культур грибов-микоризообразователей совместно с *Trichoderma lignum*, представленных нами на рис. 61, видно, что комбинированный препарат

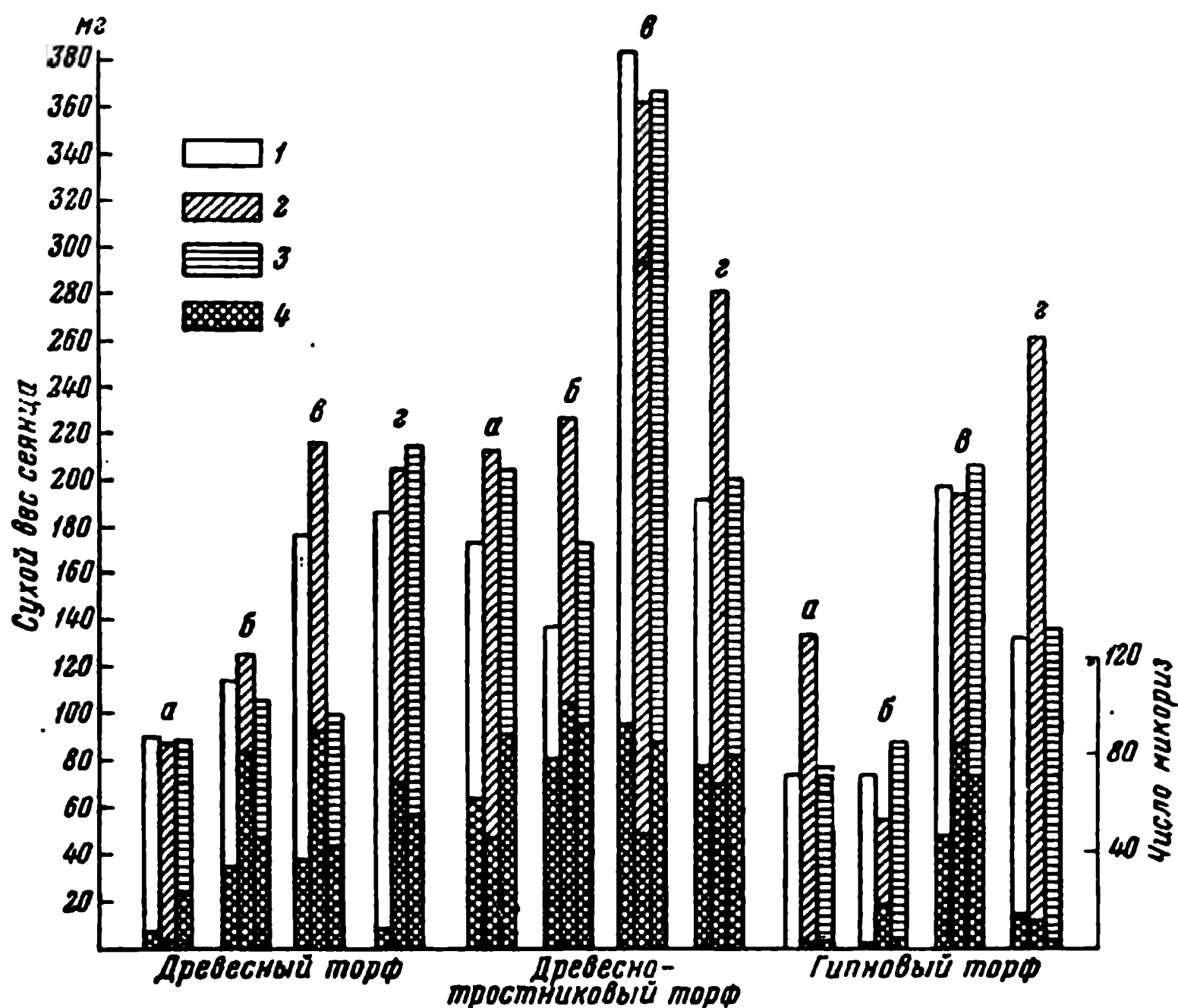


Рис. 59. Действие чистых культур микоризообразующих грибов на развитие однолетних сеянцев в торфоперегнойных кубиках

а — без Са и NPK; б — Са; в — NPK; г — Са + NPK. 1 — контроль; 2 — *Boletus bovinus*; 3 — *Boletus luteus*; 4 — микориза

действовал в большинстве случаев угнетающе как на развитие сеянцев, так и на микоризообразование.

При снятии опытов нами была обнаружена микориза как в контроле, так и во всех вариантах с добавлением чистых культур. Микориза, образовавшаяся в вариантах с чистыми культурами, не отличалась от микориз контрольных сосудов и, следовательно, решить вопрос, способствовали ли указанные почвенные микроорганизмы приживаемости микоризообразующих грибов, не представлялось возможным. Наблюдаемое нами лучшее развитие сеянцев в указанных вариантах опытов, по-видимому, зависит от продуктов метаболизма грибов-мико-

ризообразователей. Микробиологический анализ, проведенный в конце опыта, показал наличие азотобактера во всех вариантах древесного и почти во всех гипнового торфов. В древесно-тростниковом торфе вследствие его неблагоприятной кислотности для развития азотобактера (рН 5,1—5,3) азотобактер обнаружен

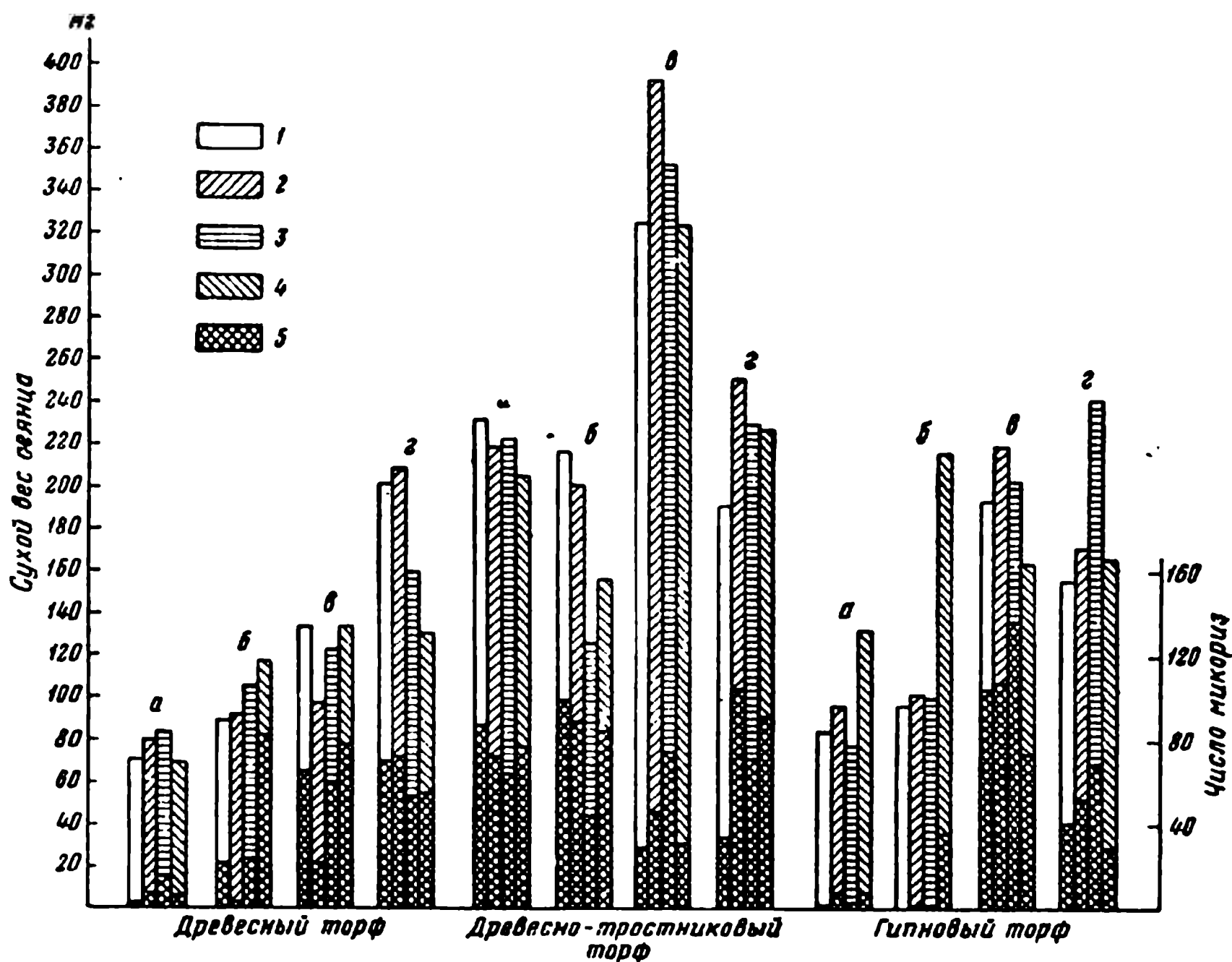


Рис. 60. Совместное действие *Azotobacter chroococcum* и микоризообразующих грибов на микоризообразование и развитие однолетних сеянцев сосны

а — без Са и NPK; б — Са; в — NPK; г — Са+NPK; 1 — контроль; 2 — внесены *Boletus bovinus* и *Azotobacter chroococcum*; 3 — внесены *Boletus luteus* и *Azotobacter chroococcum*; 4 — внесен *Azotobacter chroococcum*, 5 — микориза

в незначительном количестве лишь в варианте с Са+NPK. Триходерма присутствовала во всех вариантах опыта.

Поскольку нами исследовалось на всех перечисленных выше фонах и действие одних микроорганизмов — *Az. chroococcum* или *Tr. lignum*, — интересно было выявить долю их участия в действии, оказываемом комбинированными препаратами на развитие сеянцев сосны. Как видно из рис. 59, 60, чистые культуры грибов и совместный препарат чистых культур с азотобактером оказывали во всех вариантах опыта (кроме варианта с фоном Са) лучшее действие, чем один азотобактер. Однако лучший

эффект в большинстве случаев наблюдался при внесении одних чистых культур микоризообразующих грибов. В этом случае и микоризообразование также было интенсивнее.

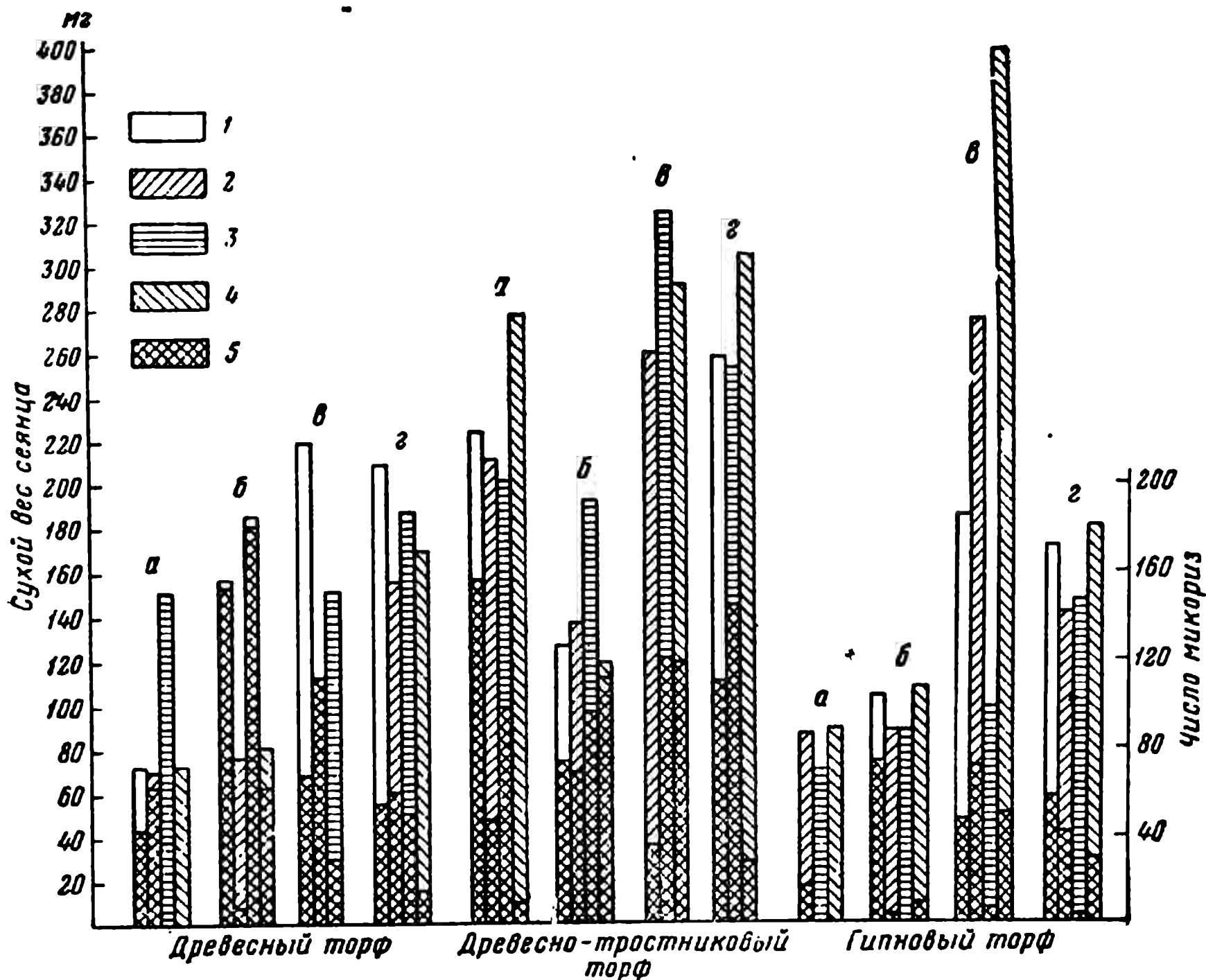


Рис. 61. Совместное действие *Trichoderma lignorum* и микоризообразующих грибов на микоризообразование и развитие однолетних сеянцев сосны

а — без Са и NPK; б — Са; в — NPK; г — Са + NPK; 1 — контроль; 2 — внесены *Boletus bovinus* и *Trichoderma lignorum*; 3 — внесены *Boletus luteus* и *Trichoderma lignorum*; 4 — внесена *Trichoderma lignorum*; 5 — микориза

При сравнении действия чистых культур с действием одной *Trichoderma lignorum* или чистых культур микоризообразующих грибов на фоне *Trichoderma lignorum* (рис. 59, 61) ясно видно худшее, а в некоторых случаях и угнетающее действие последней и преимущество чистых культур. Эффект от внесения одной *Trichoderma lignorum* наблюдался лишь в гипновом торфе при внесении NPK.

На основании проведенных нами опытов выяснилось, что на фоне Са в древесном и гипновом торфах лучшее действие на развитие сеянцев сосны оказал *Azotobacter chroococcum*; в гипновом торфе *Trichoderma lignorum* на фоне NPK. По остальным вари-

антам и торфам в большинстве случаев лучше действуют чистые культуры грибов-микоризообразователей без добавочного внесения *Azotobacter* или *Trichoderma*.

Микориза при внесении чистых культур грибов-микоризообразователей также почти во всех вариантах образовывалась более интенсивно, чем при внесении чистых культур *Azotobacter chroococcum* или *Trichoderma lignorum*.

Обобщая полученные данные по всем вариантам опыта, можно сказать, что внесение чистых культур микоризообразующих грибов в 70,8% случаях интенсифицировало микоризообразование, в то время как внесение азотобактера в 58,3, а триходерма в 11,2%. Микориза образовалась интенсивнее во всех торфах и вариантах при добавлении NPK и Ca + NPK.

### ЭФФЕКТИВНОЕ ДЕЙСТВИЕ ЧИСТЫХ КУЛЬТУР МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ НА РАЗВИТИЕ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Работ, изучающих действие чистых культур грибов-микоризообразователей, сравнительно небольшое количество. Большинство из них принадлежит советским ученым. За рубежом чистые культуры грибов применялись почти исключительно под хвойные породы, причем основное внимание было обращено на сосну (Хэч, 1936а, 1937; Янг, 1936, 1937а, 1937б; Розендаль, 1943; Рейнер и Нельсон-Джонс, 1949; Левизон, 1954а; Мозер, 1956, и Сobotка, 1955а, 1956а, 1956, 1957).

Можно указать лишь на Петреску и Джорджеску (1955), Сobotку (1955б, 1956б, 1956, 1957) и Бокор (1958), которые испытывали чистые культуры под дуб, и Левизон (1954а), применившую их под березу *Betula lenta* и ясень *Fraxinus exelsior*.

В СССР влияние чистых культур грибов испытывалось на развитие сеянцев сосны (Возняковская, 1952; Крангауз, 1955; Эглите, 1955; Мишустин, Пушкинская, 1961; Мишустин, 1955а; Кальметьев, 1956; Власов, 1955, 1956; Гендина, 1956, 1957, 1955а, 1955б; Гнутенко и Панкова, 1955; Крангауз, 1955; Мишустин 1955а, Власов, 1955, 1956; Возняковская, 1952; Малышкин, 1955а, 1955б; Гнутенко и Панкова, 1955; Крангауз, 1955; Мишустин и Пушкинская, 1961). Кроме того, есть еще не опубликованные данные Большаковой, Петровой и Кудриной.

При изучении действия грибов-микоризообразователей на развитие сеянцев сосны в основном использовались чистые культуры грибов *Boletus luteus* и *Boletus bovinus*. Кроме того, Левизон (1954а) применила *Rhizopogon luteolus*, Сobotка (1955а, 1956а, 1957) — *Boletus variegatus*, Крангауз (1955) — *Boletus granulatus*, Власов (1955, 1956) — смесь культур, выделенных из белых и серых микоризных окончаний сосны, Пушкинская — *Sclego-*

*derma verrucosum*, *Cenococcum graniforme*, *Boletus granulatus* и чистые культуры, выделенные из микориз сосны, а Крангауз — чистые культуры, выделенные из микориз дуба. При испытании чистых культур на развитие сеянцев дуба исследовались в основном культуры грибов *Amanita muscaria*, *Amanita rubescens*, *Boletus edulis*, *Boletus subtomentosus*, *Boletus bovinus*, *Boletus luridus*, *Boletus variegatus*, *Paxillus involutus*, *Hebeloma crustuliniforme* и, кроме того, культуры, выделенные из микоризных окончаний дуба. Подавляющее большинство полученных данных показало благоприятное действие перечисленных чистых культур грибов на развитие сеянцев сосны и дуба. Внесение их ускоряло рост и развитие сеянцев (Левизон, 1954а; Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Крангауз, 1955; Власов, 1955, 1956; Рунов, 1952, 1955; Сobotка, 1955б, 1956а, 1956б, 1957), что выразилось в увеличении сухого веса растений (Янг, 1937а; Крангауз, 1955; Пушкинская, 1952; Кальметьев, 1956; Гендина, 1956). Улучшалось и состояние сеянцев (Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Гнутенко и Панкова, 1955; Петреску и Джорджеску, 1955; Сobotка, 1956, 1956б, 1957). Рейнер и Нелсон-Джонс (1949) указывали, что заражение чистой культурой *Boletus bovinus* делянок, где сеянцы сосны обыкновенной и сосны корсиканской погибали через три года, привело к прекращению отпада. Гнутенко и Панкова наблюдали уменьшение отпада сеянцев дуба на второй год вегетации. Петреску и Джорджеску, Сobotка указывали, что количество лучше развитых сеянцев увеличилось в шесть раз. Кальметьев (1956) отмечает значительное увеличение числа сеянцев сосны, годных к посадке. Гендина (1956, 1957) определила в хвое таких сеянцев повышенное содержание азота и золы. По данным Крангауз, Петровой, Рунова, Малышкина и Гнутенко и Панковой, наблюдаемое благоприятное действие на следующий год усиливается, и разница в состоянии сеянцев становится еще заметней.

Рунов (1955) указывает, что микоризообразующая активность у *Amanita rubescens* и *Amanita muscaria* сохраняется в течение трех лет.

Янг писал, что эффект от воздействия чистых культур продолжал действовать и при высадке сеянцев хвойных в целинную почву степей, выражаясь в лучшем развитии таких сеянцев. По данным Крангауз, Возняковской, Пушкинской, Петреску и Джорджеску, Рунова, Власова, Малышкина, Гнутенко и Панковой, Сobotка, Гендиной, внесение чистых культур способствовало и микрообразованию. Однако действие различных культур неодинаково (Рунов, 1952, 1955; Гнутенко и Панкова, 1955). Среди них встречаются мало- и высокоактивные. Интенсивность микоризообразования в зависимости от видов гриба также варьирует в значительных пределах (Янг, 1940; Мозер, 1956; Левизон, 1957б). Примененные Мозером при выращивании сеянцев лист-

венницы три культуры гриба *Suillus Grevillei* (Klotzsch.) Sing., *Suillus aeruginascens* (Secr.) Snell. и *Lactarius porninsis* различались между собой по активности воздействия. Явное превосходство оказал *Suillus aeruginascens*, худшее действие *Suillus Grevillei*. Культура *Lactarius porninsis* занимала промежуточное положение.

Левизон (1959), исследовав штаммы *Boletus scaber*, выделенные из различных местностей, установила, что не только виды, но и экологические штаммы одного и того же вида микоризообразующего гриба могут быть физиологически неравноценными. Физиологическая неравноценность согласовывалась и с неодинаковым воздействием на рост сеянцев.

В последнее время Мозер (1959) считает, что при использовании чистых культур микоризообразующих грибов следует также учитывать их биологическую и физиологическую характеристику, в частности их способность к образованию ростовых веществ. Но несмотря на то, что вопрос физиологической неравноценности отдельных видов и даже штаммов грибов не вызывает сомнений, некоторые авторы отрицают его значение (Уайльд, 1954, и Келли, 1952).

Уайльд пишет, что эффективность различных видов не играет никакой роли при микоризации посевов, а Келли утверждает, что важен лишь питательный материал, получаемый растением от гриба, а не вид гриба, его передающего. По-видимому, нельзя будет ограничиться и одним стандартным субстратом для выращивания микоризообразующих грибов. Имеют также значение температурный и световой факторы, так как грибы, растущие в субальпийских горных районах, имеют более низкий температурный максимум роста (Мозер, 1958). Несмотря на то, что при длительном культивировании грибы адаптируются к другим условиям температуры, ученый сомневается в благоприятном действии такой культуры в практике. Большое значение имеет медленный темп развития микоризообразующих грибов, внесение которых в несвойственные им условия почвы и конкуренция с микроорганизмами будет не в их пользу.

Советские авторы, за исключением Крангауз и Возняковской, исследовали действие чистых культур в полевых опытах, причем Гендина в полупроизводственных условиях на больших площадях (не менее 0,13 га на вариант). Испытания проводились в различных климатических зонах и на различных почвенных типах. В опытах с сосной были охвачены суглинистые, темно-серые и различной степени гумусированные песчаные почвы.

Испытание чистых культур при выращивании дуба проводилось в условиях сухой степи и полупустынь на фоне суперфосфата в черноземах (Рунов), темно-каштановых (Малышкин, Гнутенко, Панкова и Кудрина), темноцветных (Большакова) и светло-каштановых почвах (Власов).

Действие чистых культур у нас и за рубежом изучалось на однолетних сеянцах и при внесении культур под семна. Данные двухгодичных испытаний есть только у Рунова, Малышкина, Кудриной, Большаковой и Бокор. Интересны данные Бокор, который испытывал действие не только отдельных чистых культур микоризообразующих грибов, но и различное их сочетание. Полученные им результаты показали, что грибы из рода *Boletus* нельзя сочетать с *Russula lutea*, *R. amoena*, *Pluteus cervinus* и *Lactarius quietus*, а грибы из рода *Amanita* с грибами *Pluteus cervinus* и *Lactarius quietus*.

С заражением саженцев работали Пушкинская и Рейнер. Рейнер, используя культуру *Boletus bovinus* под трехлетние саженцы сосны обыкновенной и сосны корсиканской, отмечает положительное влияние последней на рост и выживаемость растений.

Данные по влиянию чистых культур на развитие сеянцев лиственницы *Larix eugorae* имеются только у Мозера (1956), который указывал, что сеянцы, зараженные *Suillus aeruginascens*, *Suillus Grevillei* и *Lactarius rogninensis*, превосходят незараженные, особенно по проценту выживших растений. Этот же ученый исследовал действие гриба *Phlegmacium glaucopus* на развитие саженцев и сеянцев ели.

Мозер отмечает, что сеянцы, полученные от зараженных микоризообразующими грибами семян, имели лучше развитую корневую систему и темно-зеленый цвет хвои. Незараженные сеянцы оставались малорослыми и имели темно-бурую хвою. При посадке зараженных и незараженных сеянцев в высокогорные местности, где наблюдался их сильный отпад, зараженные сеянцы перегоняли в росте незараженные, имея лучший прирост и большее количество растений с хорошим приростом. По данным Мозера, сеянцы, зараженные чистыми культурами, устойчивее к заморозкам и имеют большее количество микориз. У зараженных сеянцев на 100 мм длины корня приходилось 63,3 микоризы; у незараженных их количество ограничивалось 31,5, т. е. в два раза меньше.

Действие чистых культур грибов изучалось нами на микоризообразование и развитие однолетних и двухлетних сеянцев сосны и дуба в вегетационных и полевых условиях (Шемаханова, 1961а). В вегетационных опытах наблюдения проводились в стерилизованных, и нестерилизованных почвах.

В многочисленных вегетационных опытах использовались грибы *Scleroderma verrucosum*, *Cenococcum graniforme*, *Boletus subtomentosus*, *Amanita muscaria*, *Amanita rubescens*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Boletus edulis* для дуба и *Boletus luteus*, *B. bovinus*, *B. edulis* и *Cenococcum graniforme* для сосны. Однако микориза в стерилизованных почвах, за исключением варианта с *Hebeloma crustuliniforme*, вносимой под дуб, и *Boletus bovinus* под сосну,



не образовалась вовсе. В нестерильных почвах микориза наблюдалась как в вариантах с чистыми культурами, так и в контроле. Однако в вариантах, где были внесены чистые культуры грибов, высота побега у двухлетних сеянцев сосны в нестерильных почвах была больше, а процент погибших сеянцев меньше. Лучшим показал себя вариант с внесением чистой культуры *Boletus edulis*, высота сеянцев которого была на 21,9%, а количество выживших сеянцев в пять раз больше по сравнению с контролем (табл. 75). У дубовых сеянцев в этих условиях увеличились высота стволика и количество листьев при внесении *Hebeloma crustuliniforme*, *Amanita muscaria*, *Amanita rubescens*, *Boletus edulis*, *Boletus subtomentosus* и *Boletus bovinus*.

Т а б л и ц а 75

*Влияние чистых культур микоризообразующих грибов на развитие и выживаемость двухлетних сеянцев сосны (почва нестерилизованная)*

| Вариант                         | Средняя<br>высота<br>сеянца,<br>см | Число погиб-<br>ших сеянцев,<br>% по отноше-<br>нию к по-<br>сеянным | Число<br>погибших<br>сеянцев,<br>% к конт-<br>ролю | Интенсив-<br>ность мико-<br>ризообразо-<br>вания, баллы | Число<br>сеянцев с<br>микори-<br>зой, % |
|---------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|-----------------------------------------|
| Контроль . . . . .              | 5,42                               | 60,0                                                                 | 100                                                | 3                                                       | 100                                     |
| <i>Amanita muscaria</i> . . .   | 6,46                               | 41,4                                                                 | 69                                                 | 3                                                       | 100                                     |
| <i>Boletus bovinus</i> . . . .  | 6,00                               | 18,0                                                                 | 30                                                 | 3                                                       | 100                                     |
| <i>Boletus edulis</i> . . . . . | 6,51                               | 13,3                                                                 | 21                                                 | 3                                                       | 100                                     |

Лучший эффект был достигнут внесением *Amanita rubescens*. В данном случае однолетние сеянцы дуба увеличили высоту стволика на 33,2, а количество листьев на 102,7%. Аналогичные результаты были получены и в полустерильных почвах, где те же внесенные грибы (за исключением *Boletus edulis* и *Boletus subtomentosus*) оказали стимулирующее действие на развитие однолетних сеянцев дуба.

Мелкоделяночный полевой опыт с чистыми культурами грибов *Boletus edulis*, *Amanita rubescens* и *Boletus bovinus* был заложен нами в Москве, на Ленинских горах. Участок ранее использовался под культуру картофеля. Почва дерново-подзолистая. Для сравнительной оценки действия чистых культур грибов и лесной почвы был внесен вариант с добавлением 1 кг лесной почвы на делянку (2 м<sup>2</sup>).

В результате опыта, который проводился в течение трех лет, было выяснено, что в этих условиях действие чистых культур отразилось лишь на лучшей приживаемости сеянцев. Через три года число выживших дубков при внесении гриба *Boletus edulis* равнялось 61%, *Amanita rubescens* — 55, а в контроле только

25% (табл. 76). На развитие сеянцев и микоризообразование чистые культуры грибов влияния не оказали. Климатические условия были все три года неблагоприятными. Первый и третий вегетационные периоды характеризовались холодным и дождливым летом, а второй — сильной жарой и засухой. Малая эффективность лесной почвы в этом опыте объясняется ее происхождением. Лесная почва была взята поблизости, из искусственных лесных насаждений в возрасте 16 лет, микориза на корнях которых образовалась в результате естественного заражения, и при микроскопировании оказалась однотипной с наблюдавшейся в контрольных делянках.

Т а б л и ц а 76

*Действие чистых культур грибов на приживаемость и развитие трехлетних сеянцев дуба (среднее на растение)*

| Вариант                            | Средняя<br>высота сеян-<br>цев, см | Число отпавших<br>сеянцев, % по<br>отношению к<br>посеянным |
|------------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------------------------------|
| Контроль . . . . .                 | 19,6                               | 25                                                          |
| Лесная почва . . . . .             | 16,5                               | 42                                                          |
| <i>Boletus edulis</i> . . . . .    | 19,8                               | 61                                                          |
| <i>Amanita rubescens</i> . . . . . | 17,9                               | 55                                                          |
| <i>Boletus bovinus</i> . . . . .   | 17,8                               | 27                                                          |

Чистые культуры грибов испытывались и в полупроизводственных полевых опытах, в лесхозах, расположенных в районах с различными почвенными и климатическими условиями. Под посевы дуба были испытаны грибы *Amanita rubescens*, *Boletus subtomentosus*, *Cenococcium graniforme* и гриб, выделенный из микоризных окончаний дуба (№ 7), а для сосны — *Cenococcium graniforme*, *Boletus luteus* и *Boletus bovinus*.

Чистые культуры грибов рассылались двухнедельного возраста, воспитанные в почве. При разведении применялся метод Возняковской, т. е. почва из Юрьева-Польского, увлажненная капустным отваром. Культуры грибов вносились в почву вместе с семенами при посеве. При заложении опыта удобрение не вносилось.

Основные проводимые агротехнические мероприятия заключались в периодическом рыхлении и прополке. Полученные данные показали, что внесение почти всех чистых культур грибов благоприятно влияло как на микоризообразование, повышая процент микоризных сеянцев, так и на развитие однолетних сеянцев дуба и сосны. Увеличились высота, облиственность, охвоенность и сухой вес, а у сосны и количество выживших сеянцев по

сравнению с контролем. Наметилась тенденция к увеличению количества здоровых и уменьшению больных и усыхающих сеянцев у дуба и сосны (Шемаханова, 1961а). Однако активность культур была неодинакова. Культура одного и того же гриба в зависимости от типа почв, а также, возможно, и совокупности климатических и почвенных условий оказывала различное воздействие. Наблюдаемое эффективное действие варьировало в значительной степени. У сеянцев дуба высота изменялась в пределах 4—31%, облиственность — 18—71, сухой вес сеянца — 14—38%, а число микоризных растений — от двух до пяти раз по сравнению с контрольными сеянцами. То же можно было наблюдать и у сеянцев сосны, увеличение высоты которых колебалось в пределах 4—62%, охвоенности 5—61, число микоризных сеянцев 2—95, а количество выживших сеянцев 2—38% по сравнению с контрольными.

Для сосны благоприятное действие сохранялось до некоторой степени и на второй год вегетации. На однолетние сеянцы дуба лучшее действие оказывали культуры, внесенные в чернозем и каштановые почвы, а на однолетние сеянцы сосны — в супесчаные

Таблица 77

*Действие чистых культур микоризообразующих грибов на микоризообразование и развитие однолетних сеянцев сосны*

| Почва                               | Чистая культура гриба            | Высота сеянца, % (к контролю) | Сухой вес, % (к контролю) |
|-------------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|---------------------------|
| Черноземовидная супесь              | <i>Cenococcum graniforme</i> .   | 106,5                         | 107                       |
|                                     | <i>Boletus bovinus</i> . . . . . | 115,5                         | 161,9                     |
| Песчаная, слабогумусированная почва | <i>Cenococcum graniforme</i> .   | 108,2                         | 110                       |
|                                     | <i>Boletus bovinus</i> . . . . . | 104,0                         | 110                       |
| Супесчаная почва                    | <i>Cenococcum graniforme</i> .   | 225,0                         | 125                       |
|                                     | <i>Boletus bovinus</i> . . . . . | 162,5                         | 115                       |

(табл. 77). С увеличением количества гумуса благоприятное действие чистых культур на сосну значительно снижалось (табл. 78).

Обобщая наши и литературные данные советских ученых по действию чистых культур микоризообразующих грибов, можно заключить, что *Boletus luteus*, *Boletus bovinus*, *Scleroderma verrucosum*, *Cenococcum graniforme*, *Boletus granulatus* и культура, выделенная из микоризных окончаний (№ 7), в большинстве случаев оказали благоприятное воздействие на развитие однолетних

сеянцев сосны, причем наиболее широко испытанные *Boletus luteus* (рис. 62) и *Boletus bovinus* почти по всей территории РСФСР. Эффективное действие гриба *Boletus luteus*

Таблица 78

Действие чистых культур микоризообразующих грибов на развитие сеянцев сосны в почвах различной степени гумусированных

| Чистая культура гриба             | Средний сухой вес сеянца, % к контролю |                                        |                                         |
|-----------------------------------|----------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------------------|
|                                   | песчаная почва                         | слабо гумусированная<br>песчаная почва | сильно гумусированная<br>песчаная почва |
| <i>Boletus bovinus</i> . . . . .  | 165,6                                  | 134,0                                  | 117,0                                   |
| <i>Boletus luteus</i> . . . . .   | 104,7                                  | 99,0                                   | 99,0                                    |
| <i>Cenococcum graniforme</i> . .  | 231,3                                  | 126,7                                  | 118,0                                   |
| <i>Scleroderma verrucosum</i> . . | 170,0                                  | 103,0                                  | 109,0                                   |

наблюдалось в песчаных, супесчаных, суглинистых, темно-серых лесных, тяжело-суглинистых почвах; *Boletus bovinus* — в черноземовидной супеси, темно-серой лесной и песчаных слабо и сильно гумусированных почвах. Судя по сухому весу сеянцев, наиболее перспективными культурами для сосны можно считать *Boletus luteus*, *Boletus bovinus* и, по-видимому, *Scleroderma verrucosum* и *Cenococcum graniforme* (рис. 63).

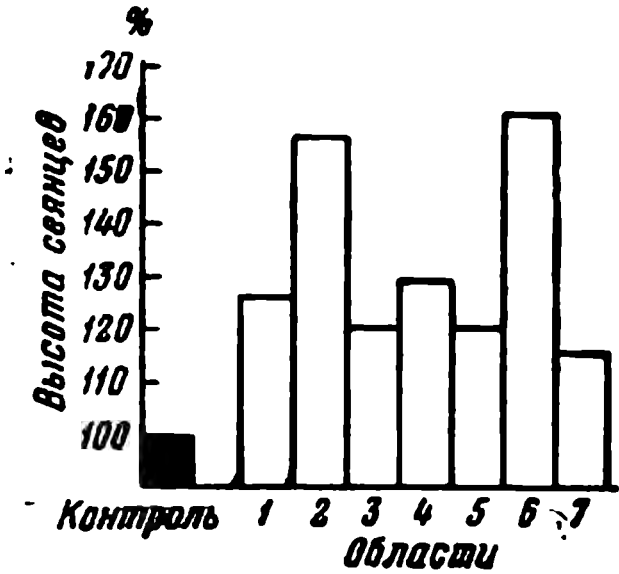


Рис. 62. Действие чистой культуры *Boletus luteus* на рост однолетних сеянцев сосны

1 — Пензенская обл.; 2 — Тамбовская обл.; 3 — Куйбышевская обл.; 4 — Оренбургская обл.; 5 — Воронежская обл.; 6 — Каменская обл.; 7 — Волгоградская обл.

Все культуры, примененные для дуба, также оказали благоприятное воздействие на развитие сеянцев, причем эффект в зависимости от вида гриба достигал для однолетних сеянцев 31,3% по высоте и 45,3% по сухому весу по отношению к контролю. Действие, оказанное грибами на однолетние сеянцы, не только сохранялось на второй год, но и значительно увеличивалось (рис. 64). Лучшие результаты по применению чистых культур, которые испытывались в черноземах, темно-каштановых и светло-каштановых почвах, наблюдались в черноземах (рис. 65 и 66). Наиболее активными проявили себя *Amanita muscaria*, *Amanita rubescens*, *Boletus subtomentosus* и гриб, выделенный из микоризных окончаний (№ 7). Что касается микоризообразования, то оно улучша-

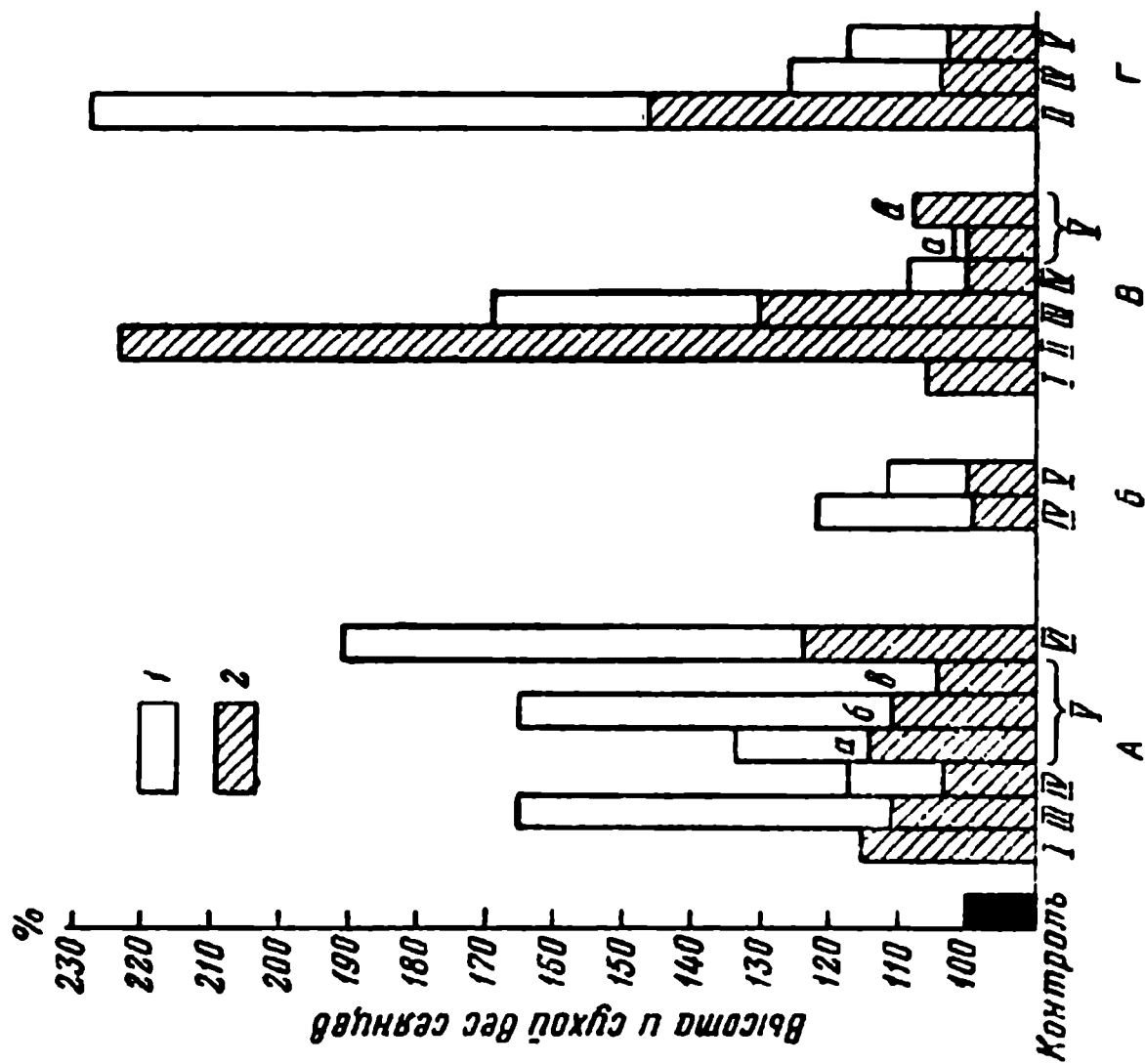


Рис. 63. Действие чистых культур грибов-микорризовых образований на развитие однолетних сеянцев сосны

I — черноземовидная супесь; II — супесчаная почва; III — песчаная почва; IV — песчаная сильно гумусированная V — песчаная слабо гумусированная (a — Боганский питомник; б — Старобельский питомник; в — Арчединский питомник); VI — темно-серая лесная почва; A — *Boletus bovinus*; B — *Boletus granulatus*; G — *Sclegoderma verrucosum*; 1 — сухой вес сеянца, г; 2 — высота сеянца, см

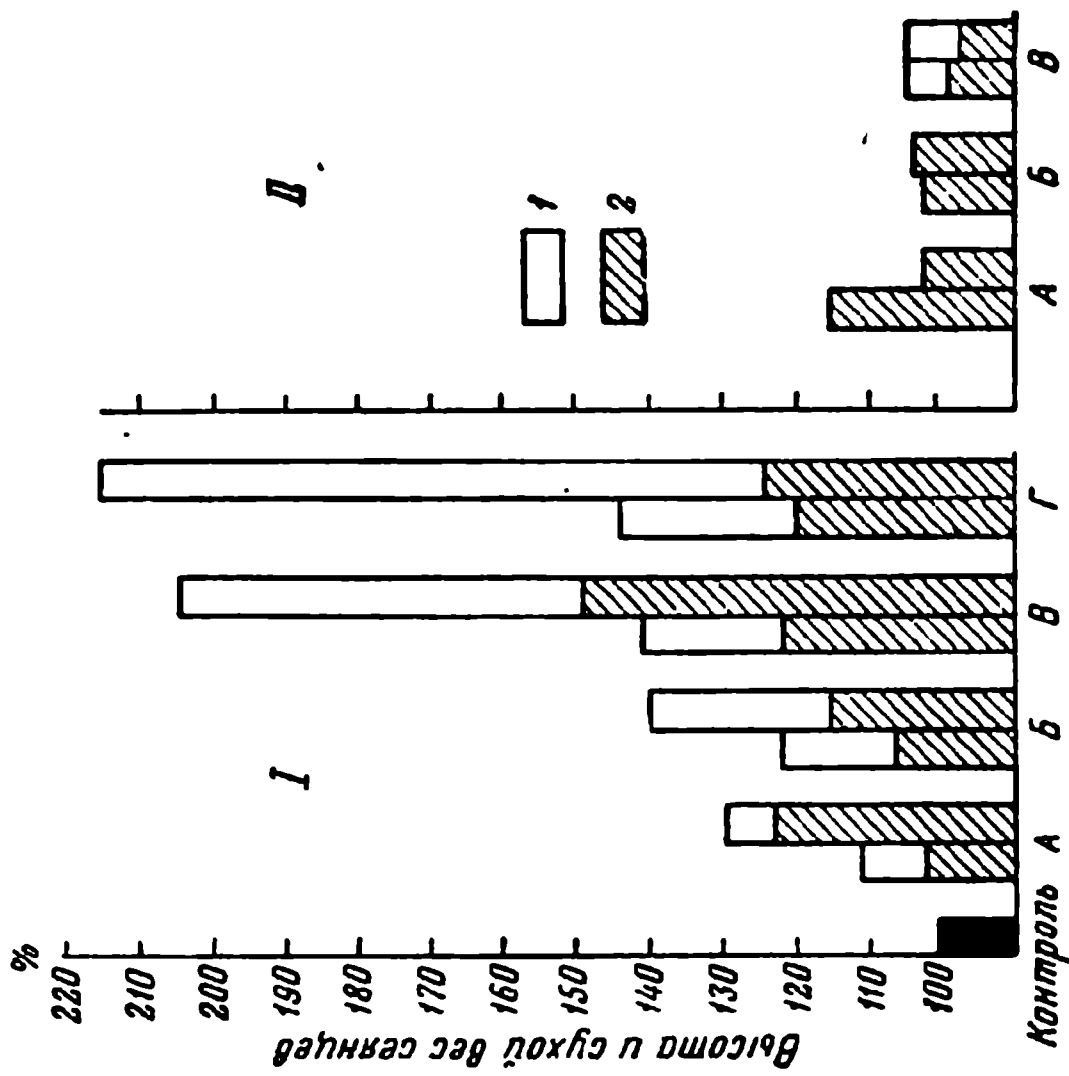


Рис. 64. Действие чистых культур грибов микорризовых образований на развитие однолетних и двухлетних сеянцев дуба

I — чернозем; II — темно-каштановые почвы; левые столбики — однолетки; правые столбики — двухлетки; A — *Boletus subtomentosus*; B — гриб, выделенный из микорризных окончаний дуба (№ 7); G — *Amanita muscaria*; Г — *Boletus edulis*; 1 — сухой вес сеянца, г; 2 — высота сеянца, см

лось в черноземах и светло-каштановых почвах. В темноцветных почвах микоризообразование протекало значительно хуже, причем особенно плохо в Западно-Казахстанской обл. района Джаныбек, где микориза образовалась только на второй год.

Как видно из приведенного литературного обзора, большинство используемых в опытах чистых культур грибов было выделено из спорофоров, и лишь в некоторых случаях испытывались грибы, выделенные из микоризных окончаний.

Некоторые ученые (Петреску и Джорджеску) указывают на лучшее действие грибов, выделенных из спорофоров. По данным Власова и Крангауз (1955), более эффективны культуры, выделенные из микоризных окончаний.

Несмотря на хорошие результаты, полученные с грибами, выделенными из микоризных окончаний, применять их в практике лесоводства нецелесообразно из-за трудности возобновления идентичной культуры при повторных выделениях в целях ее обновления. В 1958 г. Бокор привел большие полевые испытания грибов,

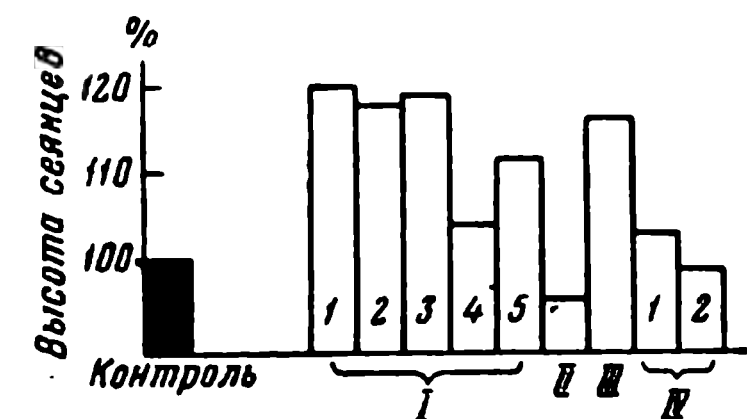


Рис. 65. Действие чистой культуры *Boletus subtomentosus* в различных типах почв на рост однолетних сеянцев дуба

I — чернозем (1 — Саратовская обл.; 2 — Ростовская обл.; 3 — Луганская обл. (Деркуль); 4, 5 — Воронежская обл. (Каменная степь)); II — черноземовидная; III — предкавказский чернозем; IV — каштановая почва (1 — Саратовская обл.; 2 — Калмыцкая АССР)

выращенных из базидиоспор при выращивании дуба. Им указано, что чистые культуры из рода *Russula* (*R. amoena*, *R. drimeia*, *R. cyanoxantha*, *R. fragilis*, *R. lutea*, *R. lepida*), а также *Amanita vaginata*, *Boletus scaber*, *Cortinarius collinitus* и *Scleroderma vulgare* оказали эффективное действие на развитие двухлетних сеянцев дуба.

Изучение действия чистых культур грибов на развитие древесных пород обычно ограничивалось двумя-тремя вегетационными периодами. Данных для более взрослых насаждений, за исключением восьмилетнего опыта Рейнер и Нелсон-Джонс (1949), по влиянию чистой культуры *Boletus bovinus* на развитие сосны в литературе нет. Следовательно, вопрос, ограничивается ли влияние грибов кратковременным эффектом и каково их действие в течение длительного времени вследствие скудности полученного материала, до сих пор оставался открытым.

Для этого мы совместно с Большаковой, Пушкинской, Смирновой и Молоховой обследовали заложенные девять лет назад опытные посевы дуба в Джаныбеке (темноцветная почва), Деркуле (чернозем), Каменной степи (чернозем) и посевы сосны в Борисоглебске (песчаная, слабо гумусированная почва). В мелкоделяночных опытах измерялись все деревья подряд, а в опыт-

ных полосах — только самые высокие деревья, что составляло до 200 деревьев на вариант. В целях уменьшения вариабельности в опытных полосах были измерены только средние ряды.

Результаты измерений (табл. 79) показали, что благоприятное действие, оказанное ранее на двухлетние сеянцы дуба чистыми культурами грибов *Boletus subtomentosus* и *Amanita*

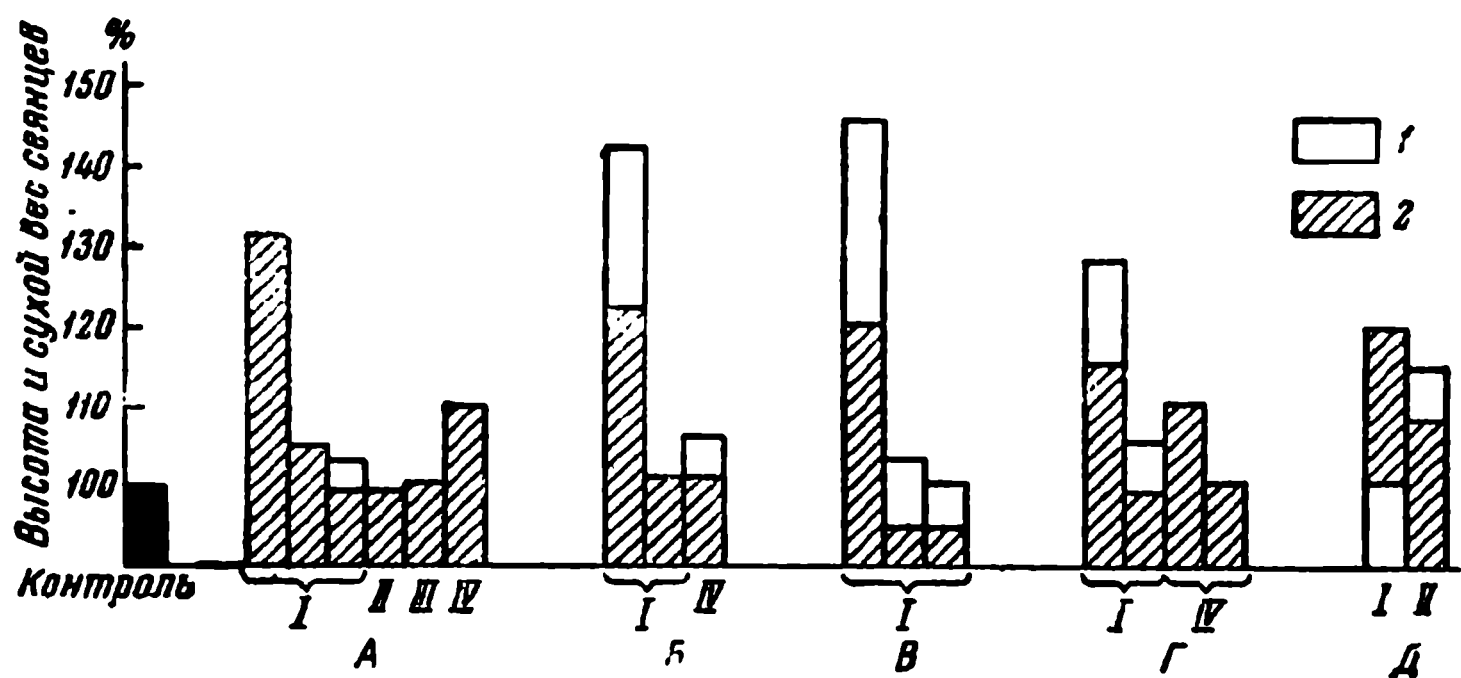


Рис. 66. Действие чистых культур грибов микоризообразователей на развитие однолетних сеянцев дуба

I — чернозем; II — черноземовидная; III — супесчаная; IV — темно-каштановая почва; 1 — сухой вес сеянца, г; 2 — высота сеянца, см; А — *Amanita rubescens*; Б — *Amanita muscaria*; В — *Boletus edulis*; Г — гриб, выделенный из микоризных окончаний дуба (№ 7); Д — *Cephus graniforme*

*rubescens* на черноземах в условиях сухих степей и *Amanita muscaria* на темноцветных почвах полупустынных районов, сохранилось и у девятилетних дубков. Высота и диаметр ствола на уровне груди при внесении чистых культур были больше, чем у контрольных (табл. 79). Сравнение благоприятного действия чистых культур грибов на рост двухлетних и девятилетних дубков показало усиление эффекта в варианте с *Boletus subtomentosus* на 5, а в варианте с *Amanita muscaria* на 15% с течением времени, это означало, что высота самых высоких девятилетних дубков с внесением *Amanita muscaria* больше контроля на 43,6 см, т. е. почти на полметра. При внесении *Amanita rubescens* в черноземные почвы за этот период наблюдалось снижение показателей роста.

Данные, полученные (опыт Пушкинской) с сосной в песчаных слабо гумусированных почвах, показали также, что через девять лет эффект от внесения чистой культуры гриба *Boletus luteus* выразился в повышении высоты диаметров ствола на уровне груди и у поверхности почвы на 8—10% по сравнению с контролем.



Т а б л и ц а 79  
Действие чистых культур грибов-микоризообразователей на развитие девятилетнего дуба (в % к контролю)

| Почва    | Место испытания культуры | Чистая культура гриба            | Средняя высота, % | Средний диаметр ствола на высоте груди, % | Средний диаметр ствола у поверхности почвы, % | Автор                           |
|----------|--------------------------|----------------------------------|-------------------|-------------------------------------------|-----------------------------------------------|---------------------------------|
| Чернозем | Каменная степь           | Boletus subtomentosus            | 97,7              | 109,0                                     | 97,3                                          | Петрова<br>»<br>Лисенков        |
|          | »                        |                                  | 113,6             | 122,2                                     | 116,1                                         |                                 |
|          | Деркуль                  |                                  | 121,0             | 109,0                                     | 88,6                                          |                                 |
| Чернозем | Каменная степь           | Amanita rubescens                | 101,2             | 105,3                                     | 109,1                                         | Петрова<br>Лисенков<br>Рунов    |
|          | Деркуль                  |                                  | 137,3             | 105,0                                     | 96,0                                          |                                 |
|          | »                        |                                  | 97,0              | 93,2                                      | 93,4                                          |                                 |
| Чернозем | Каменная степь           | Гриб № 7 выделен из микориз дуба | 97,6              | 106,3                                     | 103,0                                         | Петрова                         |
|          |                          |                                  | 115,0             | 105,8                                     | 83,0                                          |                                 |
|          | Деркуль                  | Boletus edulis                   | 122,3             | 109,0                                     | 98,1                                          | Лисенков<br>»<br>Грудзинская    |
|          |                          |                                  | 99,1              | 100,7                                     | 109,0                                         |                                 |
|          |                          |                                  | 91,6              | 86,8                                      | 95,7                                          |                                 |
| Чернозем | Деркуль                  | Amanita muscaria                 | 102,8             | 99,0                                      | 84,0                                          | Рунов<br>Лисенков<br>»<br>Рунов |
|          | »                        |                                  | 103,8             | 104,4                                     | 106,1                                         |                                 |
|          | »                        |                                  | 86,3              | 97,0                                      | 93,1                                          |                                 |
|          | »                        |                                  | 115,3             | 125,0                                     | 121,1                                         |                                 |

Полученные результаты также подтвердили, что наиболее перспективными грибами для дуба можно считать *Boletus subtomentosus*, *Amanita muscaria* и *Amanita rubescens*, оказавшие действие и на развитие двухлетних сеянцев.

Что касается данных о влиянии чистых культур грибов на другие древесные породы, то приходится констатировать их чрезвычайную скудность. Можно указать лишь на Левизон (1954a), которая отмечала, что чистая культура *Boletus scaber* вызывала изменение цвета и размер листьев у *Betula lenta*, а внесение грибов, образующих эндотрофную микоризу с *Fraxinus excelsior*, ускорило рост сеянцев *Betula lenta*.

### ДРУГИЕ МАЛО ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ СПОСОБЫ ВНЕСЕНИЯ МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ

Способ заражения древесных растений при помощи плодовых тел грибов-микоризообразователей применялся в редких случаях. Впервые в России его использовал Никитин (1878) с целью разведения съедобных грибов. Внеся размятые плодовые тела *Lactarius deliciosus* под 18-летние ели и создав условия, приближающиеся к природным, увлажняя и прикрывая плодовые тела мхом, автор получил положительные результаты. На следующий год Никитин собрал 2 кг рыжиков. По данным автора, эти грибы прежде отсутствовали. Самуцевич (1938), заражая с этой же целью в Сиверском леспромхозе корни березы, ели, сосны и осины рядом соответствующих грибов-микоризообразователей, получила только плодовые тела подберезовика. Подобным образом разводили трюфели в дубовых лесах и на юге Франции белый гриб *Boletus crassus* (Саппа, 1940).

В вегетационных опытах плодовые тела грибов применили при выращивании дуба Морочковский и Радзиевский (1950). Ключник (1952), Зерова (1955), Зерова и Ефимова (1953) и Саппа (1940).

В полевых условиях плодовыми телами воспользовались при посадке экзотических видов сосен (Рейнер, 1938). По полученным данным, указанное мероприятие способствовало развитию сеянцев, а в некоторых случаях и образованию микориз. Заражая сеянцы дуба кусочками плодовых тел *Scleroderma verrucosum*, Зерова и Ефимова получили плодовые тела этого гриба в почвенной культуре вегетационного опыта.

Плодовые тела применялись в виде размятых кусков или водной взвеси. Самуцевич (1938) приготавлила водную суспензию, заливая шляпки старых спорофоров водой, помещая их на одни сутки в теплое место, а затем тщательно разбалтывая.

Частухин и Адо также рекомендовали применять плодовые тела для микоризации посевов древесных растений. Частухин

(1950) считает перспективным внесение влажных плодовых тел, зараженных живыми личинками насекомых, которые, заглатывая споры гриба, не принося им вреда, переносят их к корням деревьев.

Адо (1954) предлагает вносить плодовые тела при посеве семян осенью в период обильного появления спорофоров. Однако Частухин и Адо сами никаких опытов по внесению плодовых тел при выращивании древесных пород не производили.

Проведенные нами вегетационные опыты в полустерильных и стерильных почвенных условиях с заражением целыми и растертыми с песком кусочками плодовых тел *Amanita muscaria* и *Cantharellus cibarius* при посадке семян сосны и *Amanita rubescens*, *Amanita muscaria*, *Boletus edulis*, *Scleroderma verrucosum* и *Russula foetans* при посадке желудей показали отрицательный результат — микориза ни в одном случае не образовалась.

**Микоризация древесных растений базидиоспорами** проводилась в незначительном масштабе. Этот способ применялся только в СССР, в вегетационных и полевых мелкоделяночных опытах [Клюшник, 1951, 1952; Морочковский и Радзиевский, 1950; Возняковская, 1952; Зерова и Ефимова, 1953; Рунов, 1955; Гнутенко и Панкова, 1955; Пушкинская (цит. по Мишустину, 1955а); Кудрина и Большакова].

Авторы, за исключением Морочковского и Радзиевского, по-видимому, применяли предпосевную обработку семян, которая, по нашему мнению, наиболее удобна. Заражение семян рекомендует и Частухин (1950), указывая, что внесение споровой взвеси непосредственно в почву вследствие фильтрационной способности последней удерживать споры в верхнем слое почвы (0,5—1 см) не целесообразно. Для заражения семян споры можно использовать в виде порошка или водной суспензии.

В основном исследовалось действие спор *Boletus edulis*, и лишь Клюшник применил еще споры *Tricholoma* sp., *Hebeloma crustuliniforme* и *Scleroderma aurantium*. Клюшник, Морочковский и Радзиевский вносили споры с осени, причем Клюшник заражал стерилизованные формалином семена и хранил их до осени в стерилизованном песке. Перспективность заражения семян с осени Морочковский и Радзиевский мотивировали необходимостью для прорастания спор, перезимовки их в почве.

Согласно полученным учеными результатам заражение спорами микоризообразующих грибов *Boletus edulis*, *Hebeloma crustuliniforme* и *Scleroderma aurantium* оказало благоприятное воздействие на микоризообразование, *Lactarius insulsus* и *Scleroderma verrucosum* на развитие однолетних, а *Boletus edulis* также и двухлетних сеянцев дуба. Споры *Boletus luteus*, внесенные под посевы сосны, улучшали развитие однолетних сеянцев, но микоризообразования не стимулировали. Аналогичные данные получены нами при добавлении базидиоспор *Lactarius piperatus*

и *Amanita rubescens* под корни дубовых сеянцев в период появления первых листьев.

Морочковский и Радзиевский (1950) считают, что из всех испытанных ими способов заражений микоризообразующими грибами (спорами, лесной почвой, плодовыми телами) этот прием наиболее эффективен.

Однако делать какие-либо положительные выводы преждевременно из-за незначительного количества полученных данных. Об этом же свидетельствуют поставленные нами в стерильных и полустерильных условиях опыты по получению микоризы у дуба при помощи внесения при посеве семян спор грибов *Amanita rubescens*, *Scleroderma verrucosum* и *Tylopilus felleus*, а у сосны *Amanita muscaria* и *Cantharellus cibarius*, окончившиеся полной неудачей.

Способ заражения древесных пород спорами микоризообразующих грибов привлекает своей кажущейся простотой, так как отпадают затраты, неизбежно связанные с внесением лесной почвы, а также все трудности, сопутствующие разведению и рассылке чистых культур грибов-микоризообразователей.

Несмотря на указанные положительные качества, заражение спорами в настоящее время имеет также и свои специфические недостатки, основными из которых можно считать неизученность методов сбора и хранения спорового материала. Связывать же посев семян со временем развития спорофоров в природе (Адо, 1954) явно нецелесообразно. Следовательно, внесение микоризообразующих грибов в виде базидиоспор возможно лишь после разработки методов их сбора и хранения. Особенно важен вопрос о хранении спорового материала, так как Курсанов (1940) относит споры базидиальных шляпочных грибов к категории пропегативных. В настоящее время Фриз (1943а) показал, что всхожесть базидиоспор многих исследованных им грибов-микоризообразователей чрезвычайно низка. Что касается жизнеспособности, то, например, базидиоспоры масленка не теряют способности к прорастанию до одного года, но при условии хранения их при низких температурах тотчас же после сбора. Напомним также, что получить прорастание базидиоспор в лабораторных условиях в искусственных питательных средах удавалось чрезвычайно редко. Данных о сохранении жизнеспособности базидиоспор и прорастании их в природных условиях в почве нет. Наличие микориз в опытах Зеровой и Ефимовой при внесении плодовых тел в стерилизованную почву могло произойти за счет разрастания мицелия плодового тела.

**В качестве источника микоризообразующих грибов пользовались также сеянцами, имеющими на своих корнях микоризы. Микоризные сеянцы обычно подсаживались к погибающим молодым лесонасаждениям вследствие отсутствия микоризы. Этот способ применил еще Высоцкий (1902, 1929) при выращи-**

вании дуба в степных районах. Такие подсадки также практиковались при разведении экзотических видов сосны [Анонимус, 1931; Роелофс (Roeloffs, 1930)].

Немикоризные погибающие растения заражаются от корневых систем подсаженных сеянцев микоризообразующими грибами и приобретают нормальный, здоровый вид. При посадке зараженных сеянцев инфекция распространяется постепенно по радиусам от зараженного центра. В результате создаются группки сеянцев, в которых хорошо развитые растения находятся в центре, а плохо растущие расположены по периферии. Группки сеянцев распределены неравномерно и только вокруг подсаженных сеянцев, образовавших микоризу.

По данным Доминика (1956а), в бедные песчаные почвы после сельскохозяйственного их использования следует посадку сосны производить только саженцами. При внесении лесной почвы под семена приживаемость и развитие сеянцев хуже. Наблюдался и большой процент заражения псевдомикоризой. Создание таких единичных очагов менее целесообразно, чем предварительное внесение лесной почвы при посадке желудей. Внесение лесной почвы создает большее количество возможных очагов заражения микоризообразующими грибами, микоризообразование будет протекать интенсивнее и равномернее, охватывая тем самым большее количество сеянцев. Мы и другие исследователи использовали в вегетационных опытах в виде источника микоризообразующих грибов также корешки с микоризой (Зерова, 1955; Робертсон, 1954; Левизон, 1953; Микола, 1955). В результате Левизон и Зерова нашли этот способ более перспективным по сравнению с лесной почвой. Однако, по нашим данным, внесение корней с микоризой при выращивании дубовых сеянцев оказало худшее действие на образование микоризы и на развитие сеянцев, чем обычная лесная почва, взятая из того же лесонасаждения. Робертсон также пишет, что отрезанные корни с микоризой являются плохим источником инфекции, особенно по сравнению с сеянцами, на корнях которых образовалась микориза. Ключник (1951) особых преимуществ этого способа не отметил.

Интересно сравнить эффективность способов заражения плодовыми телами, базидиоспорами и чистыми культурами грибов на развитие сеянцев. К сожалению, в литературе мы смогли обнаружить только два опыта, позволяющих судить об эффективности заражения базидиоспорами и чистыми культурами грибов, однако результаты их противоречивы. Опыт Пушкинской (цит. по Мишустину, 1955а), который проводился с сосной в Теллермановском лесничестве с базидиоспорами и чистой культурой гриба *Boletus edulis*, показал небольшое преимущество спорового материала. Данные, полученные Руновым для дуба при применении базидиоспор и чистой культуры того же гриба, отмечают, наоборот, преимущество чистой культуры, которая оказала

лучшее действие и на микоризообразование и на развитие сеянцев дуба как в первый, так и во второй вегетационные периоды (табл. 80).

Таблица 80

*Сравнительное действие базидиоспор и мицелия чистых культур грибов-микоризообразователей на развитие сеянцев дуба*

| Способ внесения микоризообразующих грибов | Возраст сеянцев | Средняя высота, см | Средний сухой вес сеянца, г | Число растений с микоризой, % | Интенсивность микоризования, баллы | Автор       |
|-------------------------------------------|-----------------|--------------------|-----------------------------|-------------------------------|------------------------------------|-------------|
| Чистая культура Boletus edulis . . . . .  | Однолетки       | 16,2               | 4,79                        | 66,0                          | 2,0                                | Рунов, 1955 |
| Споры Boletus edulis . .                  | »               | 14,6               | 3,64                        | 34,0                          | 2,0                                | »           |
| Чистая культура Boletus edulis            | Двухлетки       | 22,6               | 12,86                       | 100,0                         | 3,0                                | Рунов, 1955 |
| Споры Boletus edulis                      | То же           | 15,8               | 6,86                        | 94,8                          | 2,5                                |             |

Однако метод внесения чистых культур микоризообразующих грибов недостаточно изучен и в полевых условиях применялся ограниченно, поэтому рекомендовать его в практику лесоводства преждевременно.

**ЛЕСНАЯ ПОЧВА  
КАК ИСТОЧНИК МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ**

**Дозы, заготовка, способы использования лесной почвы  
и приживаемость микоризообразующих грибов,  
внесенных с лесной почвой**

Наиболее реальным путем обеспечения лесопосадок микоризообразующими грибами в настоящее время можно считать лесную почву. По данным Рейнер (Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949), внесение лесной почвы приводило к лучшим показателям роста сеянцев по сравнению с чистыми культурами Boletus luteus и Boletus bovinus. Преимущество лесной почвы сохранялось в течение восьми лет. Рейнер указывает, что благоприятный эффект при внесении лесной почвы наступает раньше, чем при внесении чистых культур грибов. Лесная почва оказывала заметное действие уже в первый год вегетации, усиливая его в последующие годы. Эффект от внесения чистых культур был замечен лишь через несколько лет.

Несмотря на полезное действие, оказываемое лесной почвой на развитие древесных сеянцев, вопрос о ее дозе, необходимой для успешного микоризообразования, до сих пор еще окончательно не решен. В зарубежной литературе таковых данных нет; в советской рекомендуемую дозу лесной почвы мы впервые встречаем у Юрре (1939). Он предлагал вносить лесную почву при посадке дуба от одной до двух лопат на 2—6 м<sup>2</sup> площади.

В дальнейшем в Советском Союзе лесная почва начала широко использоваться под посевы лесных насаждений. Лысенко (1949а, 1949б) рекомендовал применять ее под посевы дуба в количестве, равном объему желудей. Указанные дозы не имели под собой экспериментального базиса. Недостаточно обоснованы количества лесной почвы, рекомендуемые и в инструкции 1950 г., согласно которой при посеве дуба лесной почвы, вносимой в каштановые почвы, давалось 60, в светло-каштановые — 90, а в черноземы — 30 г на лунку. Дозы лесной почвы, вносимой при посеве сосны, также различались по типу почв. В черноземах количество ее равнялось 1,5, а в каштановых и светло-каштановых почвах — 3 т на 1 га. Однако и этих норм ни в полевых, ни в вегетационных опытах ученые не придерживались. Лесная почва (Самцевич, 1952а) вносилась в граммах (4—5 г на желуди) или по объему высеваемых желудей (2 объема лесной почвы на 1 объем желудей) и измерялась горстями. Красовская и Смирнова (1950) и Красовская (1952б) давали лесную почву по 250 и 500 г на лунку. Естественно, что возникла необходимость нормализовать количество лесной почвы, тем более что во многих почвах образование микоризы происходило и без нее.

В наших опытах (Шемаханова, 1952) была поставлена цель установить дозы лесной почвы, обеспечивающие образование микориз у дуба. Вопрос разрешался методом вегетационного опыта в песчаных культурах. Применение стерилизованных желудей и песчаных культур исключало возможность занесения микоризообразующих грибов с посевным материалом и с почвой. Варианты опыта были следующими: высевались желуди, обваленные в лесной почве, и желуди с добавлением 2,15 и 25 г лесной почвы под каждый желудь. Лесная почва была взята из Шипова леса, расположенного в центральной черноземной полосе Воронежской обл. Учет микоризы производился по 5-балльной системе. Наличие микориз предварительно устанавливалось под микроскопом. Полученные данные (табл. 81) показали, что при минимальном количестве лесной почвы, внесенной только с желудями, микориза не образовалась. К отрицательным результатам пришли Смирнова и Красовская (1950) при применении этого способа в полевых условиях. Для получения микориз в условиях нашего опыта оказалось необходимым ввести не менее 2 г лесной почвы на желудь (12—16 г на лунку с 6—8 желудя-



ми). Однако и это количество не обеспечивало нормального микоризообразования. Хорошие результаты были получены при внесении 15 г лесной почвы (90—120 г на лунку с 6—8 желудями). Увеличение количества лесной почвы до 25 г на желудь

Т а б л и ц а 81

*Влияние различных доз лесной почвы на микоризообразование у однолетних сеянцев дуба*

| Вариант                                                     | Число сеянцев с микоризой, % | Интенсивность микоризообразования, баллы |
|-------------------------------------------------------------|------------------------------|------------------------------------------|
| Желуди, обвалянные в лесной почве                           | 0                            | 0                                        |
| Желуди с добавлением (на каждый) лесной почвы 2 г . . . . . | 80                           | 1                                        |
| То же, 15 г . . . . .                                       | 100                          | 4                                        |
| То же, 25 г . . . . .                                       | 100                          | 5                                        |

(150—200 г на лунку) не дало заметного преимущества. Следовательно, доза лесной почвы, обеспечивающая интенсивное микоризообразование у дуба, лежит в пределах не менее 16 и не более 90 г на лунку.

Советскими учеными было установлено, что микоризообразование и развитие дуба в полевых условиях в различных типах почв происходит с неодинаковой интенсивностью. Худшие условия микоризообразования и развития дуба наблюдались в зоне каштановых почв. Вносимые дозы лесных почв, указываемые авторами, различны. Цифры, приведенные Мишустиным (1955а) для светло-каштановых почв, расположенных в Аршань-Зельмене Калмыцкой АССР, показывают, что лучший эффект на микоризообразование и развитие сеянцев дуба оказывает внесение от 50 до 100 г лесной почвы на лунку. Власов (1955, 1956) устанавливает для зоны каштановых почв (особенно светло-каштановых и бурых) норму лесной почвы, равную 50—70 г на лунку. Однако дозу лесной почвы возможно оставить в зоне черноземов, равной 30 г, а в зоне каштановых почв снизить до 50 г на лунку. Подтверждение этому мы находим в опубликованных (Рунов, 1952; Красовская, 1952б; Большакова, 1961), а также обработанных нами опытах девятилетней давности Петровой и Большаковой (табл. 82). Увеличение количества лесной почвы выше этих доз особых преимуществ не имеет, в то же время оно экономически невыгодно. Аналогичных работ для сосны и других хвойных пород, кроме работы Эглите (1955), в литературе нет. Из табл. 83, составленной по данным Эглите, видно, что небольшие

Влияние различных доз лесной почвы на микоризообразование и развитие дуба

| Показатель                                                                                   | Возраст растений | Количество лесной почвы, г на лунку |    |    |       |       |       |       |   | Контроль |
|----------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|-------------------------------------|----|----|-------|-------|-------|-------|---|----------|
|                                                                                              |                  |                                     |    |    |       |       |       |       |   |          |
|                                                                                              |                  | 100                                 | 90 | 60 | 50    | 30    | 25    | 10    | 5 |          |
| Калмыцкая АССР, Аршань-Зельмень, лугово-каштановая почва (Большакова)                        |                  |                                     |    |    |       |       |       |       |   |          |
| Высота стволика, см . . . . .                                                                | Однолетки        | 11,80                               | —  | —  | 12,40 | —     | 11,60 | 11,70 | — | 11,0     |
| Сухой вес, г . . . . .                                                                       | »                | 4,40                                | —  | —  | 4,60  | —     | 4,40  | 4,20  | — | 3,60     |
| Число сеянцев с микоризой, %                                                                 | »                | 38,00                               | —  | —  | 50,00 | —     | 39,00 | 10,00 | — | 5,00     |
| Интенсивность микоризообразования, баллы . . . . .                                           | »                | 1,90                                | —  | —  | 3,00  | —     | 1,50  | 2,80  | — | 2,80     |
| Высота стволика, см . . . . .                                                                | Трехлетки        | 35,8                                | —  | —  | 34,5  | —     | 33,0  | 29,7  | — | 20,2     |
| Сухой вес листьев, г . . . . .                                                               | »                | 6,01                                | —  | —  | 6,59  | —     | 6,88  | 5,47  | — | 1,91     |
| Число сеянцев с двумя приростами, % . . . . .                                                | »                | 82                                  | —  | —  | 88    | —     | 91    | 93    | — | 50       |
| Число сеянцев с микоризой, %                                                                 | »                | 81                                  | —  | —  | 82    | —     | 83    | 77    | — | 9        |
| Высота стволика, см . . . . .                                                                | Девятилетки      | 152,2                               | —  | —  | 138,4 | —     | 180,5 | 158,3 | — | 133      |
| Диаметр верхний, см . . . . .                                                                | »                | 0,76                                | —  | —  | 0,89  | —     | 1,24  | 1,41  | — | 0,85     |
| Диаметр нижний, см . . . . .                                                                 | »                | 2,44                                | —  | —  | 2,3   | —     | 3,13  | 2,8   | — | 1,84     |
| Число оставшихся гнезд . . . . .                                                             | »                | 21                                  | —  | —  | 21    | —     | 21    | 22    | — | 11       |
| Калмыцкая АССР, Аршань-Зельмень, светло-каштановая почва (Кудрина, цит. по Мишустину, 1955а) |                  |                                     |    |    |       |       |       |       |   |          |
| Высота стволика, см . . . . .                                                                | Однолетки        | 13,20                               | —  | —  | 14,30 | —     | 13,80 | —     | — | 12,50    |
| Сухой вес, г . . . . .                                                                       | »                | 1,55                                | —  | —  | 1,21  | —     | 1,14  | —     | — | 1,55     |
| Число сеянцев с микоризой, %                                                                 | »                | —                                   | —  | —  | 0     | —     | 0     | —     | — | 0        |
| Интенсивность микоризообразования, баллы . . . . .                                           | »                | —                                   | —  | —  | 0     | —     | 0     | —     | — | 0        |
| Высота стволика, см . . . . .                                                                | Двухлетки        | —                                   | —  | —  | 33,80 | 34,50 | 31,0  | 28,0  | — | 25,2     |

Т а б л и ц а 82 (продолжение)

| Показатель                                                                             | Возраст растений | Количество лесной почвы, в на лунку |     |        |       |        |      |        |   | Контроль |
|----------------------------------------------------------------------------------------|------------------|-------------------------------------|-----|--------|-------|--------|------|--------|---|----------|
|                                                                                        |                  | 100                                 | 90  | 60     | 50    | 30     | 25   | 10     | 5 |          |
| Сухой вес, г . . . . .                                                                 | Двухлетки        | —                                   | —   | —      | —     | —      | —    | —      | — | —        |
| Число семян с микоризой, %                                                             | »                | —                                   | —   | —      | 73,00 | 84,00  | 54,0 | 54,0   | — | 21,0     |
| Луганская область Деркуль, чернозем на фоне суперфосфата (Рунов, 1952)                 |                  |                                     |     |        |       |        |      |        |   |          |
| Высота стволика, см . . . . .                                                          | Однолетки        | —                                   | —   | 15,10  | —     | 15,30  | —    | —      | — | 14,50    |
| Сухой вес, г . . . . .                                                                 | »                | —                                   | —   | 3,72   | —     | 3,52   | —    | —      | — | 3,48     |
| Число семян с микоризой, %                                                             | »                | —                                   | —   | 76,20  | —     | 65,70  | —    | —      | — | 23,80    |
| Интенсивность микоризообразова-<br>ния, баллы . . . . .                                | »                | —                                   | —   | 2,20   | —     | 2,20   | —    | —      | — | 2,00     |
| Высота стволика, см . . . . .                                                          | Двухлетки        | —                                   | —   | 22,76  | —     | 23,2   | —    | —      | — | 19,50    |
| Сухой вес, г . . . . .                                                                 | »                | —                                   | —   | 13,54  | —     | 13,62  | —    | —      | — | 3,48     |
| Число семян с микоризой, %                                                             | »                | —                                   | —   | 100,00 | —     | 100,00 | —    | —      | — | 23,80    |
| Интенсивность микоризообразова-<br>ния, баллы . . . . .                                | »                | —                                   | —   | 3,00   | —     | 3,00   | —    | —      | — | 2,00     |
| Воронежская обл., Каменная степь, чернозем (Петрова, 1952)                             |                  |                                     |     |        |       |        |      |        |   |          |
| Высота стволика, см . . . . .                                                          | Однолетки        | —                                   | —   | —      | —     | 22,60  | —    | 20,10  | — | 19,80    |
| Сухой вес, г . . . . .                                                                 | »                | —                                   | —   | —      | —     | 4,87   | —    | 4,63   | — | 3,64     |
| Число семян с микоризой, %                                                             | »                | —                                   | —   | —      | —     | 90,10  | —    | 74,80  | — | 67,00    |
| Интенсивность микоризообразова-<br>ния, баллы . . . . .                                | »                | —                                   | —   | —      | —     | 3,20   | —    | 2,30   | — | 2,40     |
| Высота стволика, см . . . . .                                                          | Девятилетки      | —                                   | —   | —      | —     | 334,6  | —    | 321,01 | — | 320,00   |
| Диаметр верхний, см . . . . .                                                          | »                | —                                   | —   | —      | —     | 2,33   | —    | 2,25   | — | 2,22     |
| Диаметр нижний, см . . . . .                                                           | »                | —                                   | —   | —      | —     | 4,42   | —    | 4,13   | — | 4,03     |
| Саратовская обл., около Саратова, лугово-черноземная, солонцеватая (Красовская, 1952б) |                  |                                     |     |        |       |        |      |        |   |          |
| Высота стволика, см . . . . .                                                          | Однолетки        | —                                   | 5,0 | —      | —     | 5,5    | —    | —      | — | 4,9      |

Действие различных доз лесной подстилки на микоризообразование и развитие сосны (составлена по данным Эглите, 1955)

| Показатель                                                  | Возраст<br>сеянцев | Количество внесенной лесной под-<br>стилки, кг/м² |     |     |      |      |
|-------------------------------------------------------------|--------------------|---------------------------------------------------|-----|-----|------|------|
|                                                             |                    | контроль                                          | 0,1 | 0,5 | 1    | 5    |
| Гравийно-песчаная почва сельскохозяйственного использования |                    |                                                   |     |     |      |      |
| Высота, см . . . . .                                        | Однолетки          | 0,8                                               | 0,9 | 0,8 | —    | 1,3  |
| Число сеянцев с микори-<br>зой, % . . . . .                 | »                  | 100                                               | 100 | 100 | —    | 100  |
| Число зараженных кор-<br>невых окончаний, %                 | »                  | 52                                                | 98  | 100 | —    | 96   |
| Высота, см . . . . .                                        | Двухлетки          | 3,7                                               | 3,7 | 4,3 | —    | 5,2  |
| Почва верещатника                                           |                    |                                                   |     |     |      |      |
| Высота, см . . . . .                                        | Однолетки          | 0,6                                               | —   | —   | 0,9  | 1,0  |
| Число сеянцев с микори-<br>зой, % . . . . .                 | »                  | 100                                               | —   | —   | 100  | 100  |
| Число зараженных кор-<br>невых окончаний, %                 | »                  | 79                                                | —   | —   | 94   | 67   |
| Высота, см . . . . .                                        | Двухлетки          | 2,4                                               | —   | —   | 2,3  | 2,5  |
| »   » . . . . .                                             | Трехлетки          | 8,6                                               | —   | —   | 10,8 | 11,5 |
| »   » . . . . .                                             | Четырехлетки       | 26,2                                              | —   | —   | 30,8 | 32,5 |

дозы лесной подстилки (0,1 кг/м²) увеличивают микоризообразование, но не стимулируют развитие сеянцев. Количества же листовой подстилки, начиная с 0,5 кг/м², способствуют их росту. Лучший эффект получен автором от внесения 5 кг/м². Положительное действие подстилки сохраняется в течение трех лет. Власов (1955) при выращивании сосны в песчаных почвах рекомендует вносить лесную почву не менее 100 г на 1 пог. м, что составляет 0,3 кг/м².

Обычно при посадках леса применяется почва из лесонасаждений соответствующих пород. Еще Высоцкий (1902) наблюдал при посеве дуба в Велико-Анадольской степи, что в насаждениях, где отсутствовали дубы, здоровые сеянцы попадались редко.

Ахромейко (1949а) далее подчеркивает, что лесную почву необходимо вносить не только из-под той же породы, но и из того же типа леса. Однако, как показали наши данные и данные других ученых (Власов, 1955, 1956; Сobotка, 1955а, 1956а; Мишустин, 1955а), получить хорошее микоризообразование и развитие сеянцев можно и при применении лесных почв, взятых из-под насаждений других пород. Например, Власов (1955, 1956) на-

блюдал хорошее микоризообразование, приживаемость и развитие однолетних сеянцев дуба при внесении лесной почвы, взятой из лесонасаждений, в состав которых входили ивы, тополя и осины.

Соботка (1955а, 1957) описывает образование микориз у дуба, выросшего из желудей, посеянных в бывших насаждениях сосны, и у сосны при внесении почвы из старого леса. Пушкинская (цит. по Мишустину, 1955а) показала благоприятное и даже более эффективное действие на однолетние сеянцы сосны лесной почвы, взятой из дубового леса. Данные наших вегетационных опытов показали обильное образование микоризы у однолетних сеянцев дуба, выращенных из стерилизованных желудей, в почве из смешанного лиственного леса, в котором дуб отсутствовал. Приведенные данные свидетельствуют о наличии общих микоризообразующих грибов у дуба и других древесных пород, образующих эктотрофную микоризу. Возможность образования микоризы, а также ее эффективное действие за счет грибов, свойственных другим породам, подтверждена и для сосны (Крангауз, 1955). Однако лесная почва не из-под всех лесных пород дает положительный эффект. Заражение растений, для которых свойственна эктотрофная микориза, лесной почвой из-под пород, обладающих эндотрофной микоризой или грибами, образующими эндотрофную микоризу, приводит к отрицательным результатам (Рейнер, 1938, Левизон, 1953). В этих случаях микориза не образуется и стимуляции роста растений не происходит.

Лесная почва обычно берется из-под взрослых здоровых насаждений или из питомников. Для заражения особенно пригоден нижний полуразложившийся слой подстилки и верхний (от 0 до 12—15 см) слой гумусового горизонта. Собственно, в этом смысле мы и употребляем всюду в нашей работе термин «лесная почва».

Лобанов (1953) при взятии лесной почвы из взрослых насаждений предложил пользоваться следующим способом: вначале вблизи места посадки в дубраве взрослого или искусственного насаждения выбирается площадка. При наличии большого листового опада последний удаляется. Затем лопатой снимается слой подстилки и верхний слой гумуса толщиной в 15 см, который употребляется как инфекционное начало. При выборе площадки рекомендуется избегать мест с большим количеством живого травяного покрова. Кроны должны быть сомкнуты, и площадка должна иметь в достаточном количестве мертвую подстилку.

Внесение лесной почвы из питомников с грядок, где растут молодые сеянцы, предложил Юрре (1939). Впоследствии многие ученые для микоризации посевов дуба рекомендовали пользоваться лесной почвой из специально заложенных для этого питомников, расположенных поблизости от подлежащих облесению местностей (Гельцер, 1949, 1951а, 1951б, 1952а и 1955; Самце-

вич, 1953а, 1953б; Власов, 1952а; Алесковский, 1954; Петреску и Джорджеску, 1955). Преимущество таких специальных питомников (Гельцер, Петреску и Джорджеску), созданных вблизи больших посадок леса, где отсутствуют лесонасаждения, а микоризация оказывает благоприятное действие, заключается в своевременном обеспечении почвой, содержащей микоризообразующие грибы, и экономии средств по перевозке больших количеств лесной почвы на дальние расстояния. Придавали значение и наличию микрофлоры, адаптированной к местным условиям (Петреску и Джорджеску, 1955; Алесковский, 1954).

При создании питомников Гельцер, Петреску и Джорджеску рекомендовали обязательное внесение удобрений, обработку почвы и заражение ее лесной почвой или чистыми культурами микоризообразующих грибов. Почва таких питомников (Гельцер) должна быть мульчирована с поверхности перепревшим навозом и удобрена печной золой и суперфосфатом, внесенными в рядки при посеве желудей. Удобрения даются из расчета 200 кг печной золы, 40—50 кг суперфосфата ( $P_2O_5$ ) и 20—30 т навоза на 1 га. Петреску и Джорджеску предлагают перекопку и хорошее размельчение поверхности почвы с последующим перемешиванием ее с конским навозом (25 кг), суперфосфатом (0,5 кг) и золой (0,25 кг). Гельцер указанные ею дозы удобрения рекомендует для всех типов почв. Петреску и Джорджеску предлагают их только для каштановидных черноземов. Из однолетнего питомника почва для микоризации (Гельцер) берется из рядков растущих сеянцев. При использовании двухлетних питомников можно брать всю почву, включая и междурядье. Петреску и Джорджеску пользовались почвой из многолетних питомников.

*Действие почвы, взятой из леса, местных и специали*

| Почва, внесенная при посадке желудей                           | Возраст сеянцев | Число листьев, % | Высота стволика, % | Диаметр стволика, % | Число сеянцев с зелеными листьями, % | Су      |
|----------------------------------------------------------------|-----------------|------------------|--------------------|---------------------|--------------------------------------|---------|
|                                                                |                 |                  |                    |                     |                                      | листьев |
| Лесная почва (местная) . .                                     | Однолетки       | 100              | 100                | 100                 | 80                                   | 100     |
| Почва из специализированного, многолетнего питомника . . . . . |                 | 130,5            | 138,1              | 109,1               | 100                                  | —       |
| Почва из местного питомника . . . . .                          |                 | —                | 102,9              | 95,4                | —                                    | —       |
| Почва из специализированного питомника . . . . .               | Двухлетки       | 147              | —                  | —                   | —                                    | 252,5   |

\* В опытах Гельцер и в контроле было 100% сеянцев с микоризой.

В 1950 г. в СССР была разработана для безлесных районов юго-востока специальная инструкция «По созданию участков для получения микоризной земли». В этой инструкции, одобренной специальной комиссией научно-технического совета Главного управления полезащитного лесоразведения, дозы вносимых удобрений изменялись в зависимости от типа почв. Собственно, при одном и том же количестве печной золы и гранулированного суперфосфата изменялась только доза вносимого перепревшего навоза, норма которого для светло-каштановой почвы равнялась 40—50 т, а для темно-каштановой 20—25 т на 1 га.

По мнению Гельцер (1951а), удобрение питомников фосфором и перегноем имеет большое значение для приживаемости и развития микоризообразующих грибов на корнях сеянцев. Влияние на микоризообразование высокого агротехнического фона показывают опыты Частухина (1952а), проведенные им по не-удобренному фону на бедных песчаных почвах в одном из питомников Воронежского заповедника, где незначительное количество микоризы образовывалось лишь при внесении лесной почвы.

Почва специально заложенных питомников (Гельцер, 1952а; Петреску, Джорджеску, 1955) отличается высокой активностью населяющих ее грибов и является хорошим средством, стимулирующим развитие микоризы и сеянцев дуба, увеличивая накопления в листьях азота, в особенности фосфора (табл. 84). Сопrotивляемость таких дубков к неблагоприятным условиям (перезимовка в малоснежной степи) значительно возрастает (Гельцер, 1955).

Т а б л и ц а 84

зированных питомников на сеянцы дуба; полевой опыт

| хой вес, %          |       | Содержание<br>в листьях |      | Развитие микоризы                                                  |            |     |        | Общее число<br>сеянцев с ми-<br>коризой, % | Автор        |                                   |
|---------------------|-------|-------------------------|------|--------------------------------------------------------------------|------------|-----|--------|--------------------------------------------|--------------|-----------------------------------|
| корневой<br>системы | общий |                         |      | интенсив-<br>ность* ми-<br>коризооб-<br>разова-<br>ния, бал-<br>лы | сеянцев, % |     |        |                                            |              |                                   |
|                     |       | N, %                    | P, % |                                                                    |            | нет | плохое | сред-<br>нее                               | силь-<br>ное |                                   |
| 100                 | 100   | 100                     | 100  | —                                                                  | 4          | 48  | 46     | 2                                          | 96           | Петреску и<br>Джорджеску,<br>1955 |
| 121                 | 130,2 | 107                     | 126  | —                                                                  | 2          | 26  | 44     | 28                                         | 98           | То же                             |
| 92,6                | 92,6  | —                       | —    | —                                                                  | 0          | 31  | 39     | 27                                         | 100          | » »                               |
| —                   | —     | 229,3                   | 305  | 5                                                                  | —          | —   | —      | —                                          | 100*         | Гельцер, 1952а                    |



Петреску и Джорджеску писали, что при заражении почвой из специальных питомников 100% сеянцев имели темно-зеленый цвет листьев, в то время как число таких же сеянцев, выросших при добавлении-лесной почвы, взятой из леса, равнялось только 80%. Однако отнести полученные указанными авторами положительные результаты исключительно за счет микоризообразующих грибов не совсем правильно, так как в лесную почву, принятую за контроль, удобрения внесены не были. Почва же питомников была снабжена суперфосфатом и навозом, которые сами по себе могли оказать значительное воздействие на развитие сеянцев дуба.

Отличие питомника, рекомендованного Самцевичем (1953б), от предыдущих заключается в отказе от заражения лесной почвой.

Власов (1952а) на основании полученных положительных данных о развитии микоризы и благоприятном воздействии ее на рост сеянцев дуба считал, что специальные питомники, созданные при применении высокой агротехники в зоне каштановых почв, должны функционировать удовлетворительно.

Большое значение для выращивания древесных пород при применении лесной почвы придавали ее влажности. Рейнер (1938), Рейнер и Нелсон-Джонс (1949) считали, что положительный результат может быть получен только при использовании влажной лесной почвы вскоре же после взятия ее из леса. Лесную почву до ее применения рекомендовалось тщательно защищать от высыхания. Хранение лесной почвы с влажностью

*Действие различно хранившейся лесной почвы на*

| Условие хранения лесной почвы                                     | Число ли-<br>стьев | Высота ство-<br>лика, см | Диаметр<br>стволика, мм | Диаметр<br>корня, мм | Длина кор-<br>ня, см | Сухой вес, г |       |       |
|-------------------------------------------------------------------|--------------------|--------------------------|-------------------------|----------------------|----------------------|--------------|-------|-------|
|                                                                   |                    |                          |                         |                      |                      | стебли       | корня | общий |
| Контроль . . . . .                                                | 6,90               | 14,92                    | 4,76                    | 5,75                 | 33,87                | 1,29         | 3,13  | 4,42  |
| Свежезаготовленная . .                                            | 6,63               | 12,40                    | 5,56                    | 5,25                 | 33,20                | 1,09         | 2,66  | 3,75  |
| При 12—14% влажно-<br>сти . . . . .                               | 7,30               | 13,60                    | 4,80                    | 4,70                 | 37,80                | 1,30         | 2,84  | 4,14  |
| Воздушно-сухая . . . .                                            | 7,00               | 13,19                    | 4,73                    | 5,35                 | 44,08                | 1,14         | 3,24  | 4,38  |
| При переменных усло-<br>виях температуры и<br>влажности . . . . . | 6,20               | 15,90                    | 4,74                    | 5,51                 | 39,48                | 1,19         | 3,34  | 4,53  |

12—14% допускалось лишь в течение нескольких дней (Бараней, 1939, 1940). Однако данных о сохранении жизнеспособности микоризообразующих грибов в лесной почве при ее хранении, а также способности их в дальнейшем образовывать микоризу в литературе нет. Вследствие этого нами были поставлены опыты, позволившие осветить этот вопрос.

Работы проводились с почвами, взятыми из дубовых и сосновых лесонасаждений. Применение стерилизованных семян и метода песчаных культур исключало возможность внесения микоризообразующих грибов вместе с почвой и семенами извне. Учитывая обильное микоризообразование, наблюдавшееся в опыте на всех сеянцах, трудно предположить, что это вызывалось воздушной инфекцией спорами микоризообразующих грибов. Это тем более маловероятно, что при внесении лесной почвы даже до 2 г (Шемаханова, 1952) микориза образуется лишь на отдельных сосущих корешках. В целях обеспечения чистоты опыта и устранения возможности переноса микоризообразующих грибов из одного варианта в другой были предприняты все меры предосторожности, вплоть до прокаливания дренажа, мытья рук после закладки каждого варианта и пр. Кроме того, был произведен микроскопический анализ семян и выделение грибов на питательную среду, которые показали на поверхности семян и семенных оболочек у желудей наличие только обычной почвенной микрофлоры. Заражения семядолей обнаружено не было. Просмотр срезов проросших стерилизованных желудей (через трое

Таблица 85

развитие однолетних сеянцев дуба (опыт 1950 г.)

| Интенсивность микоризования, баллы | Число микоризных сеянцев, % | Образовавшаяся микориза                         | Микроскопический анализ микоризных корешков                                                                          |
|------------------------------------|-----------------------------|-------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 0                                  | 0                           | —                                               | —                                                                                                                    |
| 5                                  | 100                         | Белая, коралловидная булабовидная, клубеньковая | Грибной чехол, хорошо развит, толстый и плотный с отходящей от него тонкой бесцветной грибицей с пряжками. Тяжей нет |
| 5                                  | 100                         | То же                                           |                                                                                                                      |
| 5                                  | 100                         | » »                                             |                                                                                                                      |
| 4                                  | 100                         | » »                                             | Чехол менее выражен, чем в предыдущих вариантах, более тонкий и рыхлый                                               |

| Условие хранения лесной почвы                                                   | Место взятия почвы                            | Число листьев | Средняя высота стволика, см | Средний диаметр стволика, мм | Средний диаметр корня, мм | Длина корня, см |
|---------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|---------------|-----------------------------|------------------------------|---------------------------|-----------------|
| Контроль . . . . .                                                              | —                                             | 10,09         | 15,90                       | 4,32                         | 5,22                      | 18,90           |
| Свежезаготовленная . .                                                          | Москва, Ленинские горы                        | 11,27         | 16,30                       | 4,81                         | 5,55                      | 25,70           |
| Воздушно-сухая в течение 15 месяцев . . . .                                     | То же                                         | 10,96         | 16,70                       | 5,53                         | 6,52                      | 20,62           |
| Свежезаготовленная . .                                                          | Курская обл., КЗОМС                           | 11,17         | 17,00                       | 5,19                         | 5,80                      | 25,63           |
| Воздушно-сухая в течение 5,5 месяцев . . .                                      | То же                                         | 10,95         | 18,10                       | 5,57                         | 6,32                      | 20,90           |
| При переменных условиях температуры и влажности в течение 5,5 месяцев . . . . . | » »                                           | 11,41         | 18,00                       | 5,37                         | 5,97                      | 24,25           |
| Воздушно-сухая в течение 10 месяцев . . .                                       | Воронежская обл., Теллермановское лесничество | 10,50         | 16,80                       | 4,92                         | 5,55                      | 26,65           |

различных сроков хранения лесной почвы (опыт с дубом)

| Средний сухой вес, мг |               |              |              | Интенсив-<br>ность мико-<br>ризообразо-<br>вания, баллы | Число<br>микоризных<br>сеянцев, % | Образо-<br>вавшаяся<br>микориза | Микроскопический анализ<br>микоризных корешков                                                                                                                                      |
|-----------------------|---------------|--------------|--------------|---------------------------------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| листь-<br>ев          | ство-<br>лика | корня        | общий        |                                                         |                                   |                                 |                                                                                                                                                                                     |
| 0,85<br>0,78          | 0,73<br>0,65  | 2,96<br>3,92 | 4,54<br>5,35 | 0<br>1,88                                               | 0<br>100                          | 0<br>Белая                      | —<br>Микориза хорошо вы-<br>ражена. Грибница в основ-<br>ном бесцветная, отходит<br>от грибного чехла, ко-<br>торый хорошо выражен.<br>Тяжей нет                                    |
| 0,94                  | 0,96          | 4,23         | 6,13         | 2,00                                                    | 100                               | »                               | Плотный чехол с<br>тканью, напоминающий<br>паренхиму; гифы от него<br>не отходят. Корешок как<br>бы голый, есть сеть Гар-<br>тига. Гифы без пряжек.<br>очень широкие                |
| 0,96                  | 0,84          | 4,00         | 5,80         | 1,56                                                    | 100                               | Белая и<br>известко-<br>ватая   | Чехол хорошо выражен.<br>Грибница бесцветная, тол-<br>стая, с пряжками. Мико-<br>ризные корешки плохо<br>различимы вооруженным<br>глазом                                            |
| 1,00                  | 0,87          | 4,05         | 5,92         | 2,05                                                    | 100                               | »                               | Чехол плотный, гифы<br>от чехла не отходят, ми-<br>коризные корешки хоро-<br>шо выражены. Тяжи есть                                                                                 |
| 0,92                  | 0,85          | 4,51         | 6,28         | 2,27                                                    | 100                               | Белая и<br>известко-<br>ватая   | Чехол хорошо развит,<br>с отходящими от чехла<br>грибными нитями с пряж-<br>ками и вздутиями; гриб-<br>ницы много; тяжи хоро-<br>шо развиты; есть хорошо<br>выраженная сеть Гартига |
| 0,76                  | 0,75          | 3,14         | 4,62         | 1,90                                                    | 100                               | Белая<br>бесцвет-<br>ные тяжи   | Чехол хорошо выражен.<br>Видны удлиненные гифы,<br>характерные для сети<br>Гартига, от чехла много<br>отходящих гиф. Грибницы<br>без пряжек. Толстые, хо-<br>рошо выраженные тяжи   |

суток после стерилизации) показал полное отсутствие мицелия грибов как в семядолях, так и в молодых корешках. Посадка дуба производилась желудями, отобранными по весу, а сосны — по объему, стерилизованными в хлорной извести и проросшими в стерильных условиях. При выращивании дуба использовалась почва, привезенная из Московской, Курской и Воронежской областей. Для сосны применялась почва из Московской обл. В основном употреблялась почва из-под старых лесных насаждений и только почва из Московской обл. взята из-под дубков в возрасте 12—14 лет. В лесной почве, привезенной из-под дубов, произрастающих в Курской и Воронежской областях, находились корни дуба с темноцветными булавовидной формы микоризами, а Московской — с белыми микоризами. В почве из-под сосновых насаждений корни дуба были с темноцветными, вильчатыми микоризами. Дубравные почвы хранились в лаборатории в воздушно-сухом состоянии в течение 3,5, 5,5, 10 и 15 месяцев; при 12—14% влажности в течение 3,5 месяцев и переменных условиях температуры и влажности (во время хранения почвы подвергались воздействию мороза, тепла, снега и дождя) на открытом воздухе в течение 3,5 и 5,5 месяцев. Лесная почва из-под сосновых насаждений хранилась в воздушно-сухом состоянии в течение 8,5 месяцев. В результате во всех вариантах с добавлением лесной почвы у дубовых и у сосновых сеянцев наблюдалась обильная микориза (табл. 85 и 86). Полученные данные показывают, что удлинение срока хранения лесной почвы не только до 3,5, но и 5,5 и даже до 15 месяцев в воздушно-сухом состоянии не отражается губительно ни на жизнеспособности, ни на активности микоризообразующих грибов. Количество образовавшейся микоризы в вариантах, где была добавлена лесная почва, хранившаяся длительное время в неблагоприятных условиях влажности, температуры и влажности, не только не уменьшилось, но даже превосходило вариант со свежезаготовленной лесной почвой. Микроскопический анализ срезов микориз показал наличие хорошо развитого грибного чехла, за исключением варианта с лесной почвой, хранившейся при переменных условиях температуры и влажности. В этом варианте чехол у микориз слабо развит, более тонкий и рыхлый. В некоторых вариантах удалось наблюдать и хорошо развитую сеть Гартига. Образовавшаяся микориза была аналогична внесенной с лесной почвой, но у дубовых сеянцев всюду белого цвета.

Лесные почвы, хранившиеся в условиях пониженной влажности или переменных температур и влажности, оказали более благоприятное воздействие и на развитие однолетних сеянцев дуба, чем свежезаготовленная лесная почва, повысив скорость появления всходов, общий сухой вес сеянцев (табл. 85 и 86) и процент хорошо развитых дубков. Вариант с внесением лесной почвы, хранившейся в условиях переменной влажности и температуры;

по всем показателям был лучшим. Выживаемость микоризообразующих грибов в условиях низкой влажности подтверждена и полевыми опытами Частухина (19526) и Микола (1955). Частухин, применив подсушенную до воздушно-сухого состояния лесную почву, наблюдал образование микориз у сеянцев дуба, причем интенсивность микоризообразования была не ниже, чем от лесной почвы, взятой непосредственно из леса.

Микола (1955) отмечал образование микориз типа Дп у сосны после применения лесной почвы, пролежавшей в сухом состоянии в течение нескольких месяцев. Других типов микориз автор не наблюдал, но не отрицал возможности их развития в более поздние сроки.

Стимуляцию микоризообразований у сеянцев дуба при применении лесной почвы, хранившейся с осени (в кучах до 70 см высотой) на воздухе, отмечают Красовская и Терешкина (1951). Температура внутри кучи, измеренная в феврале при температуре воздуха — 23°, равнялась — 10—11°. Интересна небольшая работа Гендиной (1961), в которой указывается, что *Boletus luteus*, выращенный на дробленых зернах ржи и подвергшийся лиофильной сушке, заключающейся в быстром замораживании с последующей гидратацией, сохранил жизнеспособность в течение 18 месяцев.

На основании приведенных данных совершенно очевидно, что микоризообразующие грибы довольно долго могут сохраняться в почве и выживать в неблагоприятных для них условиях пониженной влажности и температуры. Способность к образованию микоризы не только не теряется, но в некоторых случаях значительно активизируется. Это явление наблюдалось при исследовании лесных почв, взятых из дубрав, произрастающих на черноземах, лугово-черноземных, солонцеватых и дерново-подзолистых почвах.

Выживаемость микоризообразующих грибов, возможно, и является существенным фактором, позволяющим им конкурировать с быстро растущей почвенной микрофлорой. Сохранение микоризообразующих грибов в почвах, по-видимому, происходит за счет образования ими хламидоспор.

Способность образовывать хламидоспоры отмечал Фриз (1943а) при выращивании микоризообразующих грибов в питательных средах. Мы предполагаем, что наблюдавшееся стойкое благоприятное действие хранившейся лесной почвы связано с изменением ценоза микроорганизмов за счет отмирания конкурирующих с микоризообразующими грибами или просто вредных для них компонентов микрофлоры, в результате чего повышается интенсивность микоризообразования, а тем самым улучшается и развитие сеянцев. Высказанное предположение подтверждают данные опыта с желудями и внесением гриба, выделенного с поверхности микориз корневой системы дубков, произрастающих

в некоторых насаждениях на Ленинских горах. Гриб оказал неблагоприятное воздействие на развитие сеянцев. Действие свежезаготовленной лесной почвы было также угнетающим. Применение хранившейся почвы снимало неблагоприятный эффект и даже стимулировало развитие растений.

Действие, оказываемое лесной почвой на микоризообразование и развитие сеянцев древесных пород, зависит в значительной степени от ее происхождения. Как показали данные наших опытов, эффект от лесных почв, привезенных из разных областей и взятых из дубрав, произрастающих на разных типах почв, может сильно варьировать даже при почти одинаковой интенсивности микоризообразования. В табл. 87 приведены данные, полученные нами в условиях вегетационного опыта в почвенных и песчаных культурах при выращивании однолетних сеянцев дуба.

Таблица 87

Влияние различной дубравной почвы на развитие однолетних сеянцев дуба

| Вариант            | Место взятия лесной почвы          | Почва               | Средний сухой вес, % к контролю |         |       |       | Интенсивность микоризообразования, баллы |
|--------------------|------------------------------------|---------------------|---------------------------------|---------|-------|-------|------------------------------------------|
|                    |                                    |                     | листья                          | стволка | корня | общий |                                          |
| Песчаная культура  | Курск<br>Теллерман<br>Останкино    | Чернозем            | 113,0                           | 115,0   | 134,4 | 127,0 | 1,88                                     |
|                    |                                    | Чернозем            | 89,4                            | 102,8   | 106,1 | 101,8 | 1,90                                     |
|                    |                                    | Дерново-подзолистая | 91,7                            | 106,0   | 132,4 | 117,8 | 1,56                                     |
| Почвенная культура | ТСХА<br>Подольск<br>Ленинские горы | Дерново-подзолистая | 118,2                           | 92,0    | 123,2 | 117,4 | 2,00                                     |
|                    |                                    |                     | 108,1                           | 95,0    | 110,2 | 105,7 | 2,00                                     |
|                    |                                    | То же               | 86,0                            | 104,4   | 134,5 | 117,8 | —                                        |
| Песчаная культура  | Подольск<br>Теллерман<br>»<br>ТСХА | Дерново-подзолистая | —                               | 148,6   | 119,2 | 137,2 | 0,90                                     |
|                    |                                    | Серая лесная        | —                               | 175,5   | 131,5 | 135,5 | 2,00                                     |
|                    |                                    | Солонец             | —                               | 139,9   | 108,5 | 131,2 | 2,3                                      |
|                    |                                    | Дерново-подзолистая | —                               | 101,5   | 65,3  | 117,0 | 1,08                                     |

Примечание. Лесная почва вносилась из расчета 100 г на 4 кг почвы или песка.

Цифры, вычисленные в процентах к контролю (без внесения лесной почвы), принятому за 100, показывают, что эффективное



действие лесных почв зависит не только от типа самой почвы, но и одинаковые по типу лесные почвы, взятые в пределах Подмоськовья, оказывают неоднородное действие на развитие сеянцев дуба. Например, внесение лесной почвы, взятой из дубрав Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева, благотворнее влияло на развитие сеянцев дуба, чем почвы из дубового леса, произрастающего около Подольска.

При этом интенсивность микоризообразования в обоих случаях была одинакова. Лесная почва, взятая из-под дубов, произрастающих в Курской обл., не влияла на развитие сеянцев дуба, в то время как такого же типа почва, привезенная из дубрав Теллермана, заметно увеличила сухой вес сеянцев по сравнению с контролем. Ощутимая разница в действии лесных почв наблюдалась при внесении последних, взятых из-под дубов, произрастающих на различных типах почв. Лесная почва, привезенная из Московской обл., сказалась на увеличении сухого веса сеянцев только на 17%, в то время как лесная почва (чернозем) из Курской обл. на 27,7% по сравнению с контролем. Эта же зависимость отмечалась и при фенологических наблюдениях за развитием всходов — развитием стебля и появлением Ивановых побегов. Эффект от различных лесных почв может варьировать в пределах от 25 до 32%, судя по общему сухому весу сеянцев. Как показали наши данные, лесные почвы, взятые даже из одного и того же места (Ботанический сад, расположенный на Ленинских горах в Москве), но из разных посадок молодых дубков, далеко не одинаково влияли на развитие сеянцев дуба. Лесная почва из одного насаждения благоприятно действовала на развитие сеянцев дуба, а из другого — угнетала их развитие. По данным Частухина (1952а), внесение почвы, взятой из крапивной дубравы, увеличивает количество сеянцев дуба с сильно развитой микоризой почти в 2,5 раза, по сравнению с лесной почвой, взятой из осоковой дубравы (табл. 88). Микориза в обеих почвах была одинаковой (белая, курчавая).

Т а б л и ц а 88

*Тип дубрав и эффективность микоризообразования (Частухин, 1952а)*

| Вариант                                      | Число сеянцев с микоризой, % | Число сеянцев с сильно развитой микоризой (балл 3), % |
|----------------------------------------------|------------------------------|-------------------------------------------------------|
| Дубняк крапивный . . . . .                   | 89                           | 40                                                    |
| Дубняк осоковый . . . . .                    | 84                           | 15                                                    |
| Контроль без внесения лесной почвы . . . . . | 16                           | 0                                                     |

По данным Алесковского (1954), при внесении лесной почвы местного происхождения количество сеянцев с хорошо развитой микоризой равнялось 98%, а привозной лесной почвы — только 46%, да и то со средней интенсивностью микоризообразования.

Данные, подтверждающие более благоприятное действие лесной почвы местного происхождения, мы имеем и в опытах Большаковой, заложенных ею в 1952 г. в Джаныбеке (Западно-Казахстанская обл.). Обработанные нами замеры девятилетних дубков показали значительное преимущество (сохранившееся в течение девяти лет) местной лесной почвы по сравнению с привозной. Высота самых больших дубков при применении лесной почвы местного происхождения превосходила на 15%, а диаметр на уровне груди на 19 и у поверхности почвы на 11% те дубки, которые выросли с внесенной привозной лесной почвой. По сравнению же с контролем полученный эффект выражается в первом случае в увеличении высоты дубков на 75, а во втором только на 26 см.

В большинстве случаев лесной почвой заражали семена непосредственно в почве. Заражение саженцев применили только Пушкинская (цит. по Мишустину, 1955а) при посадке сосны и Морочковский и Радзиевский (1950) при посадке дуба. Заражение (Пушкинская) перед посевом производилось окунанием корневой системы растений в густую суспензию лесной почвы. При посеве хвойных (сосна, лиственница) лесная почва обычно вносились (Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Лисин, 1949; Церлинг 1958) непосредственно в почву, в бороздки, перед высеваем семян. Однако в зарубежной литературе указываются случаи использования лесной почвы (при разведении экзотических видов сосны) и под взрослые сеянцы, не образовавшие микоризы.

При посадке дуба применялась лесная почва вместе с желудями и непосредственно в почву.

При внесении лесной почвы вместе с желудями обычно производилась предпосевная обработка обваливанием их в лесной почве (Власов, 1952а, 1956; Красовская, 1952б), обмакиванием их в густой суспензии лесной почвы (Красовская и Смирнова, 1950; Красовская, 1952а) или простым перемешиванием лесной почвы и желудей, иногда предварительно смоченных водой (Самцевич, 1952а). Самцевич считает, что желудь при таком посеве удерживает до 2 г лесной почвы, что составляет 20—14 г на лунку. Ключник (1951) применил предварительное заражение желудей лесной почвой, сохраняя их с осени и до высева в поле в лесной почве. По данным Ключника, при таком способе хранения количество сеянцев, образовавших микоризу, на 73,3% больше, чем при хранении обычным способом.

Способ предварительного заражения желудей лесной почвой в буртах, предложенный Высоцким (1902), с заменой лесной почвы из лесонасаждений на почву из питомников или суспен-

зию микоризообразующих грибов широко рекламировала Гельцер (1949а, 1952а, 1952б, 1951а).

В основном большинство ученых вносило лесную почву при посадке желудей непосредственно в почву. Однако в «Инструкции по обеспечению микоризой посевов дуба и сосны при полезащитном разведении», изданной в 1950 г., предусмотрены оба способа. В черноземы лесную почву рекомендовано вносить вместе с желудями, а в каштановые и светло-каштановые непосредственно в почву.

Способы внесения лесной почвы могут отразиться на полученных результатах. Например, в опытах Самцевича (1952а, 1955) заражение лесной почвой желудей и непосредственное внесение ее в почву оказали неоднородное действие на развитие сеянцев дуба, поэтому для получения эффекта от внесения лесной почвы следовало бы уточнить условия и стандартизировать технику ее применения.

Принципиально важен вопрос о приживаемости внесенных с лесной почвой микоризообразующих грибов в чуждой им экологической обстановке.

Имеющиеся в литературе данные трактуют этот вопрос различно. Судя по работам Самцевича (1952а) и Красовской (1952б), внесенные с лесной почвой микоризообразующие грибы приживаются и образуют микоризы на корнях сеянцев дуба.

Частухин (1952б), Алесковский (1954), наоборот, отмечают противоположные случаи, когда микориза образовывалась грибами, находящимися в почве посадок, а не за счет внесенных с лесной почвой. О плохой приживаемости грибов, внесенных с лесной почвой в почвы, не находящиеся под лесом, пишет и Доминик (1956а).

Для выяснения вопроса о приживаемости микоризообразующих грибов, вносимых с лесной почвой, в почве посева нами был поставлен двухлетний вегетационный опыт с дубом в почвенных культурах. Опыт состоял из трех вариантов: в один, служивший контролем, лесная почва не вносилась; в два других прибавлялась лесная почва, взятая из лесов Подмосковья, различавшаяся между собой по цвету и строению микориз. В одной лесной почве находились корни дуба с черными и белыми микоризами, в другой имелись микоризы серно-желтого цвета, имеющие форму, представленную на рис. 48.

Результаты опыта первого года показали образование микориз, одностипных с контролем. Варианты не различались между собой ни количеством сеянцев с микоризой, ни интенсивностью микоризообразования. К концу второго вегетационного периода на корнях сеянцев в варианте, где была внесена лесная почва, имеющая дубовые корни с желтыми микоризами, были обнаружены микоризы, образованные грибами, внесенными вместе с лесной почвой. В варианте, где вносилась лесная почва

| Вариант                                                                                                        | Высота стеб-<br>ля, см | Число листьев |                  |        |       | Длина кор-<br>ня, см | Диаметр<br>корня, мм |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|---------------|------------------|--------|-------|----------------------|----------------------|
|                                                                                                                |                        | зеленых       | пожелте-<br>вших | желтых | всего |                      |                      |
| Контроль                                                                                                       | 26,0                   | 28            | 14,0             | 28     | 70    | 46,10                | 9,24                 |
| Внесена лесная почва, при-<br>везенная из дубравы сель-<br>скохозяйственной акаде-<br>мии им. К. А. Тимирязева | 28,6                   | 60            | 1,4              | 18     | 92    | 56,40                | 10,33                |
| Внесена лесная почва, при-<br>везенная из-под Подольска                                                        | 25,4                   | 59            | 10,0             | 9      | 78    | 53,40                | 9,43                 |

с черными и белыми микоризами, образовалась также микориза, аналогичная внесенной, но появились и типы микориз, не наблюдавшиеся ни в контрольной, ни в лесной почвах. Проведенный опыт в почвенных культурах показал, что микоризообразующие грибы, внесенные с лесной почвой, все же приживаются и образуют микоризу, если и не в первый, то во второй год вегетации.

Результаты, полученные нами после первого вегетационного сезона, несмотря на однотипность образовавшейся микоризы во всех вариантах опыта, показали, что внесение лесных почв, особенно в которых находились дубовые корни с желтыми микоризами, оказало лучшее действие на развитие сеянцев дуба. Этот же вариант выделился и во втором году роста сеянцев (табл. 89), когда в нем образовалась микориза, аналогичная внесенной. Увеличение общего сухого веса сеянцев дуба в обоих вегетационных периодах было выше на 16—17% по сравнению с контролем.

Из табл. 89 также вырисовывается меньшая активность микоризы, образовавшейся микоризообразующими грибами, присутствующими в почве посева.

Несмотря на лучшее микоризообразование, сеянцы, выросшие без внесения лесной почвы, имели худшее развитие. Контрольные растения быстрее заканчивали вегетационный сезон, так как количество сохранившихся на них зеленых листьев было меньше, а желтых намного больше. Лучшему развитию сеянцев в обоих вариантах с лесной почвой способствовало наличие большого количества вновь образовавшихся микориз, в то время как на контрольных сеянцах встречались почти одни старые, прошлогодние микоризы и опробковевшие корешки. Этот факт также подчеркивает преимущество применения лесной почвы.

и образование микориз (вегетационный опыт, - почвенная культура)

| Сухой вес, г |         |       |       | Интенсивность микоризообразования, баллы | Число сеянцев с микоризой, % | Образовавшаяся микориза                               |
|--------------|---------|-------|-------|------------------------------------------|------------------------------|-------------------------------------------------------|
| листья       | стволки | корня | общий |                                          |                              |                                                       |
| 0,98         | 2,77    | 6,88  | 10,63 | 1,5                                      | 100                          | Микориза темноцветная, коричневая                     |
| 1,22         | 2,91    | 8,30  | 12,45 | 1,0                                      | 100                          | Микориза серно-желтого цвета; аналогична внесенной    |
| 1,00         | 2,08    | 7,29  | 10,37 | 1,0                                      | 100                          | Микориза белого и черного цвета; аналогична внесенной |

### Скорость распространения микоризообразующих грибов в почве

При заражении лесной почвой или чистыми культурами микоризообразующих грибов имеет значение не только их приживаемость, но и скорость распространения их в почве, что, по-видимому, тесно связано с развитием корневой системы сеянцев.

По данным наших опытов, которые проводились в вегетационных условиях при постоянной оптимальной влажности, равной 60% от полной влагоемкости, в дерново-подзолистой почве, характерной для средней полосы СССР, скорость распространения мицелия за один вегетационный период была около 20 см. Опыт был заложен в больших ящиках, в почве, предварительно простерилизованной в бункерах при 95° в течение 10 мин. Температура внутри бункеров при такой обработке держалась высокой в течение суток. Высаживались стерилизованные желуди в пять рядов на равном расстоянии друг от друга. Опыт состоял из трех вариантов. Первый вариант оставался без внесения лесной почвы как контроль возможного образования микоризы в почвах посева. Во вторые два варианта в первый ряд желудей вносились лесная почва. Ряды желудей в одном варианте находились на расстоянии 5, 9, 11, 20 и 29, а в другом варианте на 5, 11, 16, 20 и 24 см от очага заражения. Всхожесть желудей равнялась 100% (табл. 90). В таблице представлены суммированные данные по двум вариантам, из которых видно, что самое обильное микоризообразование наблюдалось в первом ряду, куда была внесена лесная почва. По мере удаления от очага заражения интенсивность микоризообразования соответственно снижалась. Уменьшалось не только количество микоризы на корнях,

но и процент сеянцев с микоризой. В данном случае развитие корней первых и вторых порядков параллельно поверхности почвы, а также довольно густая посадка желудей (расстояние друг от друга 9 см) способствовали распространению грибницы и образованию микориз. При более редкой посадке, по-видимому, количество образующихся микориз может значительно сократиться. Просмотр сеянцев в контроле показал, что микориза ни на одном из сеянцев не образовалась.

Т а б л и ц а 90

*Скорость распространения грибов-микоризообразователей в дерново-подзолистой почве*

| Вариант                                                 | Интенсивность микоризообразования, баллы | Число растений с микоризой, % | Образовавшаяся микориза |
|---------------------------------------------------------|------------------------------------------|-------------------------------|-------------------------|
| Микоризованный ряд сеянцев                              | 3                                        | 100                           | Белая, известковатая    |
| Расстояние от микоризованных сеянцев 5—9 см . . . . .   | 2                                        | 100                           | То же                   |
| Расстояние от микоризованных сеянцев 11—16 см . . . . . | 1                                        | 45                            | » »                     |
| Расстояние от микоризованных сеянцев 20 см . . . . .    | Отдельные микоризы                       | 25                            | » »                     |
| Расстояние от микоризованных сеянцев 24—29 см . . . . . |                                          | 0                             | » »                     |

В этом направлении имеются также данные советских ученых (Частухин, 1954, 1955; Бараней, 1939; Красовская, 1952а; Церлинг, 1958). Наблюдения проводились в основном в полевых условиях засушливой степи. Критерием в опытах считалось образование микориз на корневых системах однолетних сеянцев.

Согласно данным Баранея, гифы микоризообразующих грибов распространяются в почве в двух направлениях: в глубину (на 25—50 см) и в направлении роста боковых корешков. За один вегетационный период в направлении роста боковых корешков гифы разрослись на 15—20 см, что составило суточный прирост 0,15—0,25 см.

Корреляцию между скоростью распространения микоризообразующих грибов и развитием корневых систем отмечал также и Частухин (1955). По его наблюдениям, образование микоризы вдоль рядов, где дубки ближе соприкасались корневыми системами, происходило интенсивнее, чем между рядками.

Частухин (1952в) наблюдал скорость распространения микоризообразующих грибов при помощи своего известного метода картограмм, примененного им при изучении экологии грибных ассоциаций. Он с площади размером в 1 м<sup>2</sup> выкапывал все сеянцы и отмечал наличие микоризы на корнях и интенсивность ее развития по 3-балльной системе. Результат наносился на карты, в которых указывалось также фактическое распространение дубков на площадке. Степень заражения корней оттенялась тушевкой разной степени интенсивности. Поскольку образование микоризы носило очаговый характер, степень развития и слияние отдельных очагов позволили судить о скорости распространения микоризообразующих грибов. Зная расстояние между рядами дубков, Частухин определил, что скорость распространения их за один сезон будет от 20 до 40 см. Наблюдение за скоростью разрастания очагов позволило Церлинг сделать вывод, что распространение микоризообразующих грибов за один вегетационный период происходит на расстояние в 30—50 см. Наличие микоризы и ее количество на корнях коррелировало с состоянием самих сеянцев по признакам роста и интенсивности окраски листового аппарата, что значительно облегчало наблюдение.

Зарубежные ученые специальных опытов, изучающих скорость распространения микоризообразующих грибов в почвах, не проводили. По этому вопросу имеются лишь некоторые указания. Например, Рейнер (Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949) писала, что при ширине расстояния между опытными делянками, равной 2 м, заражение сеянцев отдельных делянок друг от друга не произойдет в течение двух-трех лет. Так как грибницы развиваются между делянками навстречу друг другу, очевидно, скорость их распространения за вегетационный сезон будет 33—50 см.

Микола (1953) наблюдал образование микоризы в почвах прерий штата Висконсин на расстоянии не более 6,5 м от посадок 15-летних сосен *Pinus silvestris* и *Pinus resinosa*, что соответствовало развитию корневой системы. Этот факт свидетельствует также о максимальном распространении грибов-микоризообразователей за сезон в среднем на 43 см.

Почвы, в которых проводились наблюдения, были довольно разнообразны: слабо гумусированные песчаные почвы, черноземы (южные черноземы, карбонатные черноземы), лесной суглинок и темно-каштановые почвы. Естественно, что скорость распространения микоризообразующих грибов не является величиной постоянной и зависит всецело от эколого-географических условий. Большое значение имеет тип почвы, ее влажность и даже применяемая агротехника. Скорость распространения микоризообразующих грибов больше в обычных черноземах и лесных почвах, чем в южных черноземах и каштановых почвах (Бараней, 1939), но в слабо гумусированных песчаных почвах микоризообразование идет медленнее, чем в черноземах (Частухин,



1954). В засушливых условиях скорость роста грибницы равнялась 10—14, а в оптимальных условиях влажности — 20—30 см за один вегетационный сезон (Красовская, 1952а). При применении систематического полива, рыхления и мульчирования почвы скорость распространения микоризообразующих грибов достигала 30—50 см за один вегетационный период (Церлинг, 1958).

Исходя из наших работ и литературных данных (табл. 91), можно установить, что средняя скорость распространения микоризообразующих грибов в почве за один вегетационный период лежит, по-видимому, в пределах 20—35 см. Эти наблюдения показывают, что для обеспечения хорошего микоризообразования при посадке сеянцев дуба расстояние между ними должно находиться в указанных границах.

Т а б л и ц а 91

*Скорость распространения микоризообразующих грибов в почвах за один вегетационный период*

| Почва                                         | Порода      | Тип опыта     | Скорость распространения, см | Автор             |
|-----------------------------------------------|-------------|---------------|------------------------------|-------------------|
| Южный чернозем . . . . .                      | Дуб         | Полевой       | 15—20                        | Бараней, 1940     |
| Лесная почва . . . . .                        | Дуб         | »             | 15—20                        | »                 |
| Дерново-подзолистая почва . . . . .           | Дуб         | Вегетационный | 20                           | Шемаханова        |
| Карбонатный чернозем                          | Лиственница | Полевой       | 30—50                        | Церлинг, 1958     |
| Слабо гумусированная песчаная почва . . . . . | Дуб         | »             | 30—40                        | Частухин, 1955    |
| Лугово-каштановая, солонцеватая почва . . .   | Дуб         | »             | 20—30                        | Красовская, 1952а |

Распространение грибов-микоризообразователей и образование микоризы по горизонтам почвы изучали Пессин (1928), Мак-Ардл (1932), Грудзинская (1955), Лобанов (1953), Эглите (1956б), Иванова (1958) и др. Исследователи базировались на наличии микориз (Грудзинская, 1955; Мак-Ардл, 1932; Эглите, 1956б; Иванова, 1958) или грибницы микоризообразующих грибов (Лобанов, 1953) на корнях деревьев. Чаще всего самое обильное образование эктотрофных микориз у древесных растений в лесу происходит в пределах 0—30 см в верхнем горизонте почвы (поверхностном слое почвы и особенно в нижних слоях подстилки), богатом гумусом. Значительное скопление микориз начинается с 5 см от поверхности почвы (Пессин, 1928; Франк, 1885а; Самцевич, 1953а; Трубецкова и Михалевская, 1955; Грудзинская, 1955; Мазуи, 1926; Мюллер, 1886; Иванова, 1958, Келли,

1952). По данным Грудзинской (1955), у однолетних сеянцев дуба микориза образуется на глубину только до 30 см. У двухлетних сеянцев и взрослых деревьев микориза встречается в основном в слое почвы до 50 см (Грудзинская, 1955; Самцевич, 1953а; Красовская и Смирнова, 1950), но в некоторых случаях наблюдается на глубине до 1,5 (Лобанов, 1953) и даже 1,9 м (Самцевич, 1953а). У сеянцев хвойных различного возраста (кедр сибирский), по данным Р. Н. Ивановой, микориза встречалась преимущественно в подстилке и только иногда в нижележащем горизонте. Однако Мимура (Mimura, 1933) указывал, что микоризу у *Pinus densiflora* можно найти и на глубине 10 м. Наличие большого количества микориз близко от поверхности почвы Франк (1887) связывал со способностью микоризообразующих грибов использовать азот из органических остатков, Эглите (1956б) с условиями аэрации, Пессин (1928) с одновременным наличием большого количества органических веществ и кислой реакцией почвы. Шустер Стевенсон и Эведен (Schuster, Stephenson, Eveden, 1944) объясняют глубину распространения микориз плодородием почв. Авторы пишут, что на неплодородных почвах корешки орешника (лещины) располагаются недалеко от поверхности и там же образуются микоризы, в плодородной почве микориза наблюдается по всей толще почвы.

Самцевич (1953а) основным фактором глубины распространения микориз в степи выдвигает влажность почвы. По его данным, в засушливый 1949 г. микориза в степном южном черноземе во Владимирском районе Николаевской области глубже 25 см не обнаруживалась.

Лобанов (1953) и Грудзинская (1955) связывают скопление микоризы в поверхностных слоях почвы, а также распространение ее по горизонтам с развитием тонких сосущих корешков.

Таким образом, распространение микориз по профилю почв несомненно зависит от развития корневой системы, в особенности сосущих корешков, но развитие последних, в свою очередь, тесно связано с эколого-географическими условиями и физическими свойствами почв, поэтому объяснять распространение микориз за счет одного из факторов невозможно.

### **МЕРОПРИЯТИЯ, УЛУЧШАЮЩИЕ ДЕЙСТВИЕ ЛЕСНОЙ ПОЧВЫ НА РАЗВИТИЕ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД**

Некоторые авторы, пытаясь улучшить действие, оказываемое лесной почвой на микоризообразование и на развитие сеянцев древесных пород, применяли лесную почву совместно с минеральными, органическими и микробными удобрениями.

Данные о действии лесной почвы на фоне органических удобрений имеются только для однолетних сеянцев дуба (Красовская и Смирнова, 1950; Красовская, 1952б; Пушкинская, 1952).

Все перечисленные авторы использовали навоз. Красовская и Смирнова — перепревший конский и коровий навоз, а Красовская опилочный навоз, выветривавшийся в течение года на воздухе. Внесение перепревшего навоза в лугово-черноземные почвы Красовской и Смирновой оказало некоторый эффект (табл. 92). Внесение же опилочного навоза с лесной почвой (Красовская, 1952б)

Т а б л и ц а 92

Совместное действие лесной почвы с навозом на развитие сеянцев дуба  
(Красовская и Смирнова, 1950)

| Вариант                                               | Весна, 1949 г.                                              |                                      |                                         |                   | Сентябрь, 1949 г.                             |      | Июнь, 1950 г.                    |                                  |
|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------------|-------------------|-----------------------------------------------|------|----------------------------------|----------------------------------|
|                                                       | развитие надземных частей дубков, выраженных в % к контролю |                                      |                                         |                   | число зараженных корневых прядей с оценкой, % |      | общее число зараженных корней, % | общее число зараженных корней, % |
|                                                       | общее число листьев                                         | число сохранившихся листьев до осени | число сохранившихся листьев длиной 4 см | сухой вес побегов | много и очень много                           | мало |                                  |                                  |
| Лесная почва, 260 г на лунку                          | 103                                                         | 111                                  | 121                                     | 103               | 13                                            | 53   | 66                               | 49                               |
| Конский навоз, 500 г на лунку                         | 122                                                         | 134                                  | 136                                     | 126               | 42                                            | 3    | 45                               | 10                               |
| Конский навоз (500 г) + лесная почва (260 г) на лунку | 112                                                         | 143                                  | 168                                     | 134               | 51                                            | 19   | 70                               | 89                               |

снизило микоризообразование, замедлило прорастание и ухудшило развитие сеянцев. Особенно была подавлена дифференциация корневой системы. Уменьшилась и глубина залегания корней.

Помимо навоза (Пушкинская, 1952; Петреску и Джорджеску, 1955), добавляли к лесной почве еще минеральные соединения. Пушкинская вносила полное минеральное удобрение (NPK). Петреску и Джорджеску органо-минеральные гранулы, составленные из навоза и суперфосфата. Внесение навоза на фоне NPK в черноземы (Пушкинская) оказало отрицательное действие на микоризообразование. Внесение органо-минеральных гранул (Петреску и Джорджеску) в каштановидный чернозем повысило сухой вес сеянцев и микоризообразование.

Данные о действии лесной почвы на фоне минеральных удобрений на микоризообразование и развитие сосновых сеянцев имеются у Пушкинской (цит. по Мишустину, 1955а) и Эглите (1955). Совместное внесение лесной почвы и суперфосфата (Пушкинская) при посадке семян в песчаную сильно гумусированную (питомник Кемерово) и двухлетних саженцев в песчаную слабо гумусированную почву отрицательно сказалось на

развитии сеянцев, и микоризообразование было худшим, чем при обычной лесной почве. Обработанные нами данные обследования девятилетних сосенок опыта Пушкинской в Борисоглебске показали, что неблагоприятное действие суперфосфата сохранилось и выражалось в уменьшении высоты сосенок на 13% по сравнению с вариантом, где была внесена только лесная почва. Соответственно и другие показатели (диаметры на уровне груди и у поверхности почвы) были худшими (табл. 93).

Таблица 93

*Действие лесной почвы и лесной почвы с суперфосфатом на развитие девятилетних сосенок (среднее на растение)*

| Вариант                            | Высота, см | Диаметр ствола на уровне груди, см | Диаметр ствола у поверхности почвы, см |
|------------------------------------|------------|------------------------------------|----------------------------------------|
| Лесная почва . . . .               | 439,4      | 5,76                               | 7,47                                   |
| Лесная почва + суперфосфат . . . . | 385,6      | 4,78                               | 6,38                                   |

Лесная почва вносилась с корнями саженцев, которые окунались в густую суспензию лесной почвы, приготовленную из расчета 500 г на 150 растений, а суперфосфат — 200 г на один ряд длиной 75 м (150 растений).

Добавление лесной подстилки вместе с азотом и фосфором в почвы бедного верещатника и гравийно-песчаные благоприятно сказывалось на развитии сеянцев сосны (табл. 94), но после четырех лет эффект нивелировался (Эглите, 1955).

При выращивании дуба в основном изучалось совместное действие лесной почвы с суперфосфатом [Власов, 1952а, 1955; Лобанов, 1955; Пушкинская, 1952; Рунов, 1952, 1955; Петреску и Джорджеску, 1955; Кудрина, Большакова и Петрова (цит. по Мишустину, 1955а); Шевченко, 1950]. Советские ученые проводили испытание в полевых условиях. Количество вносимого фосфора колебалось от 3 до 7,5, а лесной почвы — от 60 до 100 г на лунку.

Судя по полученным данным, которые мы приводим в составленных нами сводных таблицах (табл. 95 и 96), внесение суперфосфата вместе с лесной почвой в черноземы никакого преимущества перед обычной лесной почвой не имело, а в некоторых случаях (каштановые почвы в условиях полупустынь) себя не оправдывает, так как дает худшие показатели, чем одна лесная почва. Однако данные Власова показывают заметное увеличение сухого веса сеянцев в темно-каштановых, лугово-каштановых и светло-каштановых почвах. Положительное действие отмечает также и Лобанов для светло-каштановых солонцеватых почв.

*Комплексное действие лесной подстилки и минеральных удобрений  
на развитие сеянцев сосны (Эглице, 1955)*

| Вариант                                        | Почва                                                 | Доза органического<br>вещества, кг/м <sup>2</sup> | Доза ми-<br>нераль-<br>ных удо-<br>брений,<br>кг/м <sup>2</sup> |     | Однолетние<br>сеянцы    |                                    |                                                       | Высота сеян-<br>цев, см |           |              |
|------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|-----|-------------------------|------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------|-----------|--------------|
|                                                |                                                       |                                                   | P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>                                   | N   | высота сеян-<br>цев, см | число сеянцев<br>с микоризой,<br>% | число зара-<br>женных кор-<br>невых окон-<br>чаний, % | двухлетки               | трехлетки | четырёхлетки |
| Лесная подстилка                               | Бедный верещатник                                     | 5                                                 | —                                                               | —   | 1,0                     | 100                                | 67                                                    | 2,5                     | 11,5      | 32,5         |
| Лесная подстилка<br>+ минеральные<br>удобрения | То же                                                 | 5                                                 | 14,0                                                            | 1,9 | 0,9                     | 100                                | 89                                                    | 3,5                     | 13,3      | 32,1         |
| Лесная подстилка                               | Гравийно-<br>песчаная<br>почва с.-х.<br>использования | 5                                                 | —                                                               | —   | 1,3                     | 100                                | 96                                                    | 5,2                     | —         | —            |
| Лесная подстилка<br>+ минеральные<br>удобрения | То же                                                 | 5                                                 | 14,0                                                            | 1,9 | 3,0                     | 100                                | 82                                                    | 10,1                    | —         | —            |

По данным Лобанова, количество сохранившихся дубков значительно увеличивается, улучшается и их качество (табл. 97).

Шевченко (1950) установил благоприятное влияние суперфосфата, внесенного вместе с лесной почвой для почв Волгоградской обл. Урюпинского района.

Обработанные нами результаты измерений девятилетних дубков в опыте Большаковой на лугово-каштановых почвах показали благоприятное действие суперфосфата только при внесении не более 3 г на лунку (табл. 95). Внесение других минеральных соединений в каштановые почвы, по данным Петреску и Джорджеску, которые сочетали лесную почву с сернокислым аммонием, азотнокислым калием и азотнокислым аммонием, положительного действия ни на микоризообразование, ни на развитие сеянцев не оказало. Во всех вариантах лучшее действие давала лесная почва. Пушкинская (1952) вносила в черноземы минеральные соединения в виде сочетания фосфора с калием или полного минерального удобрения (NPK). По ее данным, полное минеральное удобрение совместно с лесной почвой оказывало на микоризообразование более стимулирующее действие, чем одна лесная почва. Опыт проводился в мощных черноземах Волгоградской обл.

*Влияние лесной почвы и удобрений на рост девятилетнего дуба  
(среднее на растение)*

| Вариант                                                         | Почва                                           | Высо-<br>та, см | Диаметр<br>на уровне<br>груди, см | Диаметр<br>у поверх-<br>ности поч-<br>вы, см | Автор                |
|-----------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|-----------------|-----------------------------------|----------------------------------------------|----------------------|
| Контроль                                                        | Чернозем<br>(Каменная<br>степь)                 | 320             | 2,22                              | 4,03                                         | Пет-<br>рова         |
| Суперфосфат                                                     |                                                 | 307             | 2,1                               | 4,11                                         |                      |
| Лесная почва                                                    |                                                 | 334,6           | 2,33                              | 4,42                                         |                      |
| Лесная почва + супер-<br>фосфат                                 |                                                 | 331,5           | 2,34                              | 4,32                                         |                      |
| Контроль                                                        | Чернозем<br>(Деркуль)                           | 314,6           | 3,1                               | 6,27                                         | Рунов                |
| Суперфосфат                                                     |                                                 | 317,3           | 3,12                              | 6,42                                         |                      |
| Лесная почва                                                    |                                                 | 309,9           | 3,0                               | 6,54                                         |                      |
| Лесная почва + супер-<br>фосфат                                 |                                                 | 313,7           | 3,2                               | 6,49                                         |                      |
| Контроль                                                        | Лугово-кашта-<br>новая<br>(Аршань-<br>Зельмень) | 133             | 0,85                              | 1,84                                         | Боль-<br>ша-<br>кова |
| Суперфосфат (3 г на лун-<br>ку)                                 |                                                 | 103             | 0,61                              | 1,71                                         |                      |
| Лесная почва + супер-<br>фосфат (3 г на лунку)                  |                                                 | 175,5           | 1,25                              | 2,66                                         |                      |
| Суперфосфат (6 г на лун-<br>ку)                                 |                                                 | 188             | 1,39                              | 3,27                                         |                      |
| Лесная почва + супер-<br>фосфат (6 г на лунку)                  |                                                 | 148             | 0,83                              | 2,5                                          |                      |
| Лесная почва                                                    |                                                 | 158,3           | 1,41                              | 2,8                                          |                      |
| Контроль                                                        | Темноцветная<br>(Джаныбек)                      | 295,5           | 2,99                              | 4,6                                          | Боль-<br>ша-<br>кова |
| Суперфосфат                                                     |                                                 | 283,8           | 2,04                              | 4,12                                         |                      |
| Лесная почва + супер-<br>фосфат                                 |                                                 | 321,3           | 2,61                              | 5,13                                         |                      |
| Лесная почва + супер-<br>фосфат + азотобактерин                 |                                                 | 343,2           | 2,79                              | 5,34                                         |                      |
| Лесная почва привозная                                          |                                                 | 324,0           | 2,48                              | 4,78                                         |                      |
| Лесная почва местная                                            |                                                 | 373,8           | 2,95                              | 5,48                                         |                      |
| Чистая культура микори-<br>зообразующего гриба +<br>суперфосфат |                                                 | 327,4           | 2,55                              | 4,99                                         |                      |
| Суперфосфат + азотобак-<br>терин                                |                                                 | 328,3           | 2,52                              | 4,72                                         |                      |
| Суперфосфат + триходер-<br>ма                                   |                                                 | 325             | 2,63                              | 5,06                                         |                      |

Примечание. Лесная почва внесена из расчета 60 г (Деркуль) и 100 г (Джаныбек, Аршань-Зельмень, Каменная степь), а суперфосфата — 5,5 г (Деркуль), 7 г (Каменная степь, Джаныбек) на лунку.

## Совместное влияние суперфосфата и лесной почвы на развитие сеянцев дуба

| Показатель                                                                                             | Почва                   | Возраст сеянцев | Контроль                     | Лесная почва (земля+суперфосфат) | Лесная почва                 | Автор *    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------|-----------------|------------------------------|----------------------------------|------------------------------|------------|
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | Чернозем (Деркуль)      | Однолетки       | 16,1<br>2,88<br>21,2<br>2,08 | 18,1<br>3,34<br>100,0<br>2,72    | 16,9<br>3,41<br>74,5<br>2,48 | Рунов      |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | То же                   | Двухлетки       | 27,3<br>13,52<br>100<br>3    | 31,7<br>19,86<br>100<br>3        | 30,8<br>16,04<br>100<br>3    | Рунов      |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | » »                     | Однолетки       | 13,80<br>3,16<br>20,0<br>1,4 | 15,3<br>3,52<br>65,7<br>2,2      | 15,0<br>3,46<br>58,10<br>2,0 | Рунов      |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | » »                     | Двухлетки       | 20,7<br>9,98<br>100<br>3     | 23,2<br>13,62<br>100<br>3        | 23,0<br>13,18<br>100<br>3    | Рунов      |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев с микоризой, %<br>Интенсивность микоризообразования, баллы | Темноцветная (Джаныбек) | Однолетки       | 12,1<br>1,35<br>0<br>0       | 11,0<br>1,38<br>0<br>0           | 13,4<br>1,44<br>0<br>0       | Большакова |



Т а б л и ц а 96 (продолжение)

| Показатель                                                                                                          | Почва                                                 | Возраст<br>сеянцев | Контроль                  | Лесная<br>почва (зем-<br>ля+супер-<br>фосфат) | Лесная<br>почва           | Автор *         |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|--------------------|---------------------------|-----------------------------------------------|---------------------------|-----------------|
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев<br>с микоризой, %<br>Интенсивность ми-<br>коризообразова-<br>ния, баллы | Темно-<br>цветная<br>(Джа-<br>ныбек)                  | Двухлет-<br>ки     | 18,9<br>4,20<br>34,0<br>0 | 13,4<br>4,70<br>37,0<br>0                     | 21,1<br>5,5<br>100,0<br>0 | Больша-<br>кова |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев<br>с микоризой, %<br>Интенсивность ми-<br>коризообразова-<br>ния, баллы | Светло-<br>каштано-<br>вая (Ар-<br>шань-<br>Зельмень) | Однолет-<br>ки     | 12,9<br>1,18<br>0<br>0    | 14,5<br>1,33<br>0<br>0                        | 15,1<br>1,40<br>0<br>0    | Кудрина         |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев<br>с микоризой, %<br>Интенсивность ми-<br>коризообразова-<br>ния, баллы | То же                                                 | Однолет-<br>ки     | 11,6<br>1,10<br>0<br>0    | 11,45<br>0,99<br>0<br>0                       | 12,3<br>1,22<br>0<br>0    | Кудрина         |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев<br>с микоризой, %<br>Интенсивность ми-<br>коризообразова-<br>ния, баллы | » »                                                   | Однолет-<br>ки     | 19,0<br>3,56<br>5,0<br>—  | 18,1<br>4,14<br>20<br>—                       | 20,4<br>4,06<br>50,0<br>— | Кудрина         |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев<br>с микоризой %<br>Интенсивность ми-<br>коризообразова-<br>ния, баллы  | » »                                                   | Двухлет-<br>ки     | 25,2<br>21<br>—<br>0      | 27,9<br>60<br>—<br>0                          | 34,5<br>84<br>—<br>0      | Кудрина         |

Таблица 96 (продолжение)

| Показатель                                                                                                          | Почва                                                                | Возраст<br>сеянцев | Контроль                     | Лесная<br>почва (зем-<br>ля+супер-<br>фосфат) | Лесная<br>почва              | Автор *         |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------|--------------------|------------------------------|-----------------------------------------------|------------------------------|-----------------|
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев с<br>микоризой, %<br>Интенсивность ми-<br>коризообразова-<br>ния, баллы | Чернозем<br>(Камен-<br>ная степь)                                    | Однолет-<br>ки     | 12,6<br>1,45<br>15<br>—      | 12,7<br>1,72<br>20<br>—                       | 12,9<br>1,70<br>17<br>—      | Петрова         |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев<br>с микоризой, %<br>Интенсивность ми-<br>коризообразова-<br>ния, баллы | То же                                                                | Двухлет-<br>ки     | 20<br>3,7<br>100<br>—        | 24<br>6,1<br>100<br>—                         | 24<br>6,2<br>100<br>—        |                 |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев<br>с микоризой, %<br>Интенсивность ми-<br>коризообразова-<br>ния, баллы | » »                                                                  | Однолет-<br>ки     | 9,8<br>3,64<br>64<br>—       | 23,1<br>4,88<br>93<br>—                       | 22,6<br>4,87<br>90<br>—      | Петрова         |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев<br>с микоризой, %<br>Интенсивность ми-<br>коризообразова-<br>ния, баллы | » »                                                                  | Двухлет-<br>ки     | 36,0<br>14,3<br>100<br>4     | 41,3<br>20<br>100<br>5                        | 40,1<br>21,9<br>100<br>5     | Петрова         |
| Высота, см<br>Сухой вес, г<br>Число сеянцев<br>с микоризой, %<br>Интенсивность ми-<br>коризообразова-<br>ния, баллы | Мощный<br>чернозем<br>(Волго-<br>градская<br>обл., Бе-<br>лые пруды) | Однолет-<br>ки     | 13,4<br>1,20<br>14,3<br>0,15 | 13,0<br>0,98<br>14,2<br>0,63                  | 12,7<br>0,75<br>28,5<br>0,23 | Пушкин-<br>ская |

П р и м е ч а н и е. Суперфосфат вносился из расчета 3 г (Джаныбек), 4 — 7 (Каменная степь), 4,5 (Белые пруды), 3 — 6 (Деркуль), а лесная почва в основном 100 г на лунку.

\* Опыты Рунова и Петровой в 1951—1953 гг., Кудриной в 1950—1953 гг.

Совместное внесение азотнокислого аммония, фосфорнокислого кальция (Самцевич, 1952а) и лесной почвы в южные черноземы (Украина) угнетало образование микоризы, но способствовало развитию сеянцев дуба. Аналогичные данные были получены в вегетационных опытах Микола (1955) для сосны при внесении вместе с лесной почвой сернокислого аммония и кислого

Т а б л и ц а 97

*Действие лесной почвы и суперфосфата на развитие однолетних сеянцев дуба (Лобанов, 1952а)*

| Вариант                                   | Число дубков под покровом кукурузы |                                             |                                            | Число дубков по паре |                                             |                                            |
|-------------------------------------------|------------------------------------|---------------------------------------------|--------------------------------------------|----------------------|---------------------------------------------|--------------------------------------------|
|                                           | общее                              | высота<br>круп-<br>ных от<br>11 до<br>20 см | высота<br>сред-<br>них от<br>5 до<br>10 см | общее                | высота<br>круп-<br>ных от<br>11 до<br>20 см | высота<br>сред-<br>них от<br>5 до<br>10 см |
| Лесная почва . . . . .                    | 437                                | 61                                          | 209                                        | 448                  | 63                                          | 237                                        |
| Лесная почва + супер-<br>фосфат . . . . . | 741                                | 117                                         | 318                                        | 589                  | 70                                          | 288                                        |

фосфорнокислого калия в песок с лесной почвой. Микола пишет, что внесенные им соли не способствовали микоризообразованию, но развитие сеянцев было несколько лучшим.

Отрицательное действие суперфосфата в засушливых условиях Мишустин (1955а) объясняет внесением кислого удобрения непосредственно в зону корня, однако, судя по тому, что в тех же условиях, но в других почвах мы имеем положительное действие, причина кроется, по-видимому, в количестве доступного для растений фосфора, содержащегося в самих почвах.

В заключение укажем, что Шевченко рекомендовал вносить суперфосфат, смешанный с лесной почвой. Смешивание производится перед посевом. Суперфосфат вносился в тонкий слой рассыпанной лесной почвы и перемешивался граблями. Количество суперфосфата 14 кг на 1 т лесной почвы.

Вопросом применения лесной почвы совместно с микроорганизмами занимались Веденяпина (1955а, 1955б, 1957) и Фомин (1950, 1951а, 1951б). В основном исследовалось действие азотобактера и лесной почвы на развитие сеянцев дуба. Препарат испытывался в светло-каштановых почвах в условиях сухих и знойных степей юго-востока Волгоградской обл. (Веденяпина) и в черноземах Саратовской обл. Вольского района (Фомин). В обоих случаях было установлено, что совместное действие лесной почвы и азотобактера улучшало развитие дубков по сравнению с одной лесной почвой. Изготавливалась Фоминым обогащенная азотобактером лесная почва следующим образом.

Вначале выращивались в ящиках в лесной почве, содержащей азотобактер, однолетние сеянцы. Осенью с них срезалась корневая система, мелко измельчалась, смешивалась с люцерновым сеном, и все склеивалось в виде гранул, которые употреблялись в количестве 1—2 г на лунку. Обогащение лесной почвы азотобактером, по мнению Фомина, происходит во время роста дубков в ящиках.

Свой препарат Фомин (1950) широко применил в полевых условиях при посадке дуба на каштановых почвах Западного Казахстана и в черноземах на Волгоградской опытной станции. Фомин в обоих случаях отмечает его благоприятное действие. Совместное применение лесной почвы с *Azotobacter chroococcum* и *Pseudomonas fluorescens* повысило сухой вес сеянцев дуба на 10,4% по сравнению с лесной почвой.

Наши данные, полученные в условиях вегетационного опыта, также показали, что чистые культуры микроорганизмов *Azotobacter chroococcum*, *Trichoderma lignorum*, пигментных и флуоресцирующих бактерий, а также комплекс их, внесенные вместе с лесной почвой, оказывают более благоприятное действие на развитие сеянцев дуба, чем одна лесная почва (табл. 98).

Таблица 98

Действие микроорганизмов и лесной почвы на развитие однолетних сеянцев дуба (среднее на растение)

| Вариант                                                     | Сухой вес, г |          |       |       | Число образовавшихся микоризных окончаний на 100 немикоризных, % | рН почвы |
|-------------------------------------------------------------|--------------|----------|-------|-------|------------------------------------------------------------------|----------|
|                                                             | листьев      | стволика | корня | общий |                                                                  |          |
| Контроль . . . . .                                          | 0,85         | 0,71     | 4,60  | 6,06  | 68                                                               | 7,0      |
| <i>Azotobacter chroococcum</i> . . . . .                    | 0,72         | 0,76     | 5,27  | 6,75  | 370,0                                                            | 7,0      |
| <i>Trichoderma lignorum</i> . . . . .                       | 0,66         | 0,68     | 5,17  | 6,51  | 202,8                                                            | 7,0      |
| <i>Pseudomonas fluorescens</i> . . . . .                    | 0,79         | 0,68     | 5,23  | 6,70  | 92                                                               | 6,8      |
| Микобактерии . . . . .                                      | 0,77         | 0,68     | 4,20  | 5,65  | 178,2                                                            | 7,0      |
| Пигментные бактерии . . . . .                               | 0,75         | 0,71     | 5,30  | 6,76  | 372,0                                                            | 7,0      |
| <i>Torulopsis</i> sp. . . . .                               | 0,71         | 0,65     | 4,71  | 6,07  | 191                                                              | 7,0      |
| Смешанная культура (из указанных микроорганизмов) . . . . . | 0,85         | 0,65     | 6,24  | 7,72  | 339,1                                                            | 7,0      |

Примечание. Лесная почва внесена из расчета 100 г на 2,2 кг почвы.

Некоторые авторы при внесении лесной почвы применили целый комплекс мероприятий. Например, Ахромейко (1949а) рекомендовал при выращивании дуба вносить лесную почву совместно с органическими и минеральными удобрениями.

Гельцер (1951а) предложила сочетание лесной почвы с небольшими дозами фосфора, мульчированием навозом и глубокой обработкой почвы.

Церлинг (1958) применила лесную почву при выращивании лиственницы совместно со смешанными бактериальными удобрениями (фосфобактерином, азотобактерином и силикатными бактериями) и комплексом микроэлементов (В, Zn, Mn, Mo), а также лесную почву с одними микроэлементами. Заслуживает внимания совместное действие лесной почвы с комплексом микроэлементов. В этом случае значительно увеличивается количество прижившихся сеянцев и процент сеянцев с микоризой. Большаковой был применен при выращивании дуба в условиях полупустынь препарат, состоящий из лесной почвы, суперфосфата и почвенной культуры *Azotobacter chroococcum*.

Существенное значение для получения благоприятного эффекта при использовании соответствующих мероприятий, способствующих развитию микоризы, произрастанию и приживаемости сеянцев древесных пород, имеет состав самой почвы. Например, у Красовской и Смирновой (1950) более перспективным мероприятием в эколого-почвенных условиях проводимых ими опытов оказалось внесение лесной почвы вместе с перепревшим навозом. Мишустин (1955а) указывал на большое значение минеральных и органических удобрений, а Сидери (1950) — на микроэлементы. В опытах Веденяпиной и Фомина лесная почва оказала лучшее действие на фоне микробного фактора — азотобактера у Веденяпиной и азотобактера + псевдомонаса у Фомина. У Пушкинской максимальный эффект был достигнут внесением тройной дозы фосфора на фоне N, P и K, а у Малышкина лучшее действие оказал один комбинированный бактериальный препарат. По данным Церлинг (1958), при выращивании сеянцев лиственницы среди условий, способствующих микоризообразованию и развитию растений, лесная почва оказывала лучший эффект на развитие сеянцев при наличии комплекса микроэлементов (В, Zn, Mn, Mo), соответственной кислотности и аэрации почвы.

Однако главное условие заключается в наличии легкодоступных питательных веществ и в соотношении N и P, так как оно значительно влияет не только на взаимоотношения, существующие при тесном симбиозе микотрофии, но и при отдельном, имеющем место в растительном мире.

Большую роль агротехнических мероприятий при заражении лесной почвой или чистыми культурами грибов при выращивании древесных пород, особенно в степных и лесостепных усло-

виях, отмечают Травень, (1950а), Гельцер (1952а), Красовская (1952б), Власов (1952а, 1955, 1956), Зерова и Воробьев (1952а), Потебня (1952), Мишустин (1955а), Грудзинская (1955), Семихненко (1952), Частухин (1954), Самцевич (1955).

Основной смысл соответствующих агрономических приемов для микоризообразования — в борьбе за сохранение влаги, особенно в засушливых условиях юго-востока (Власов, 1955). Поэтому большое значение приобретают заблаговременная подготовка почвы, снегонакопление, задержание поверхностного стока вод, систематическое рыхление почвы и борьба с сорняками.

Играет также роль ранний посев пророщенными желудями и способ вспашки почвы. Лучшее развитие дубков и микоризообразование наблюдались при зяблевой вспашке плугами с предплужниками (Семихненко, 1952). Глубина рыхления до 12 см более благоприятно влияет на микоризообразование и развитие дуба, чем мелкое рыхление (Власов, 1952а, 1955). Оказывает влияние и рельеф самой почвы (табл. 99).

Т а б л и ц а 99

*Влияние условий местопроизрастания на микоризообразование у сеянцев дуба (Власов, 1955)*

| Место произрастания дубков                                                               | Особенности отдельных участков                                      | Число дубков с микоризой, % |           |
|------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|-----------------------------|-----------|
|                                                                                          |                                                                     | однолетки                   | двухлетки |
| Приовражные лесные полосы колхоза Воронцовского района, Воронежской обл. (посев 1949 г.) | Ложбинки в приовражье (чернозем 50 см)                              | 51                          | 91        |
|                                                                                          | Ровные места по краям оврагов (чернозем 40 см)                      | 42                          | 65        |
|                                                                                          | Пологие склоны (чернозем 30 см, местами смыт)                       | 36                          | 40        |
| Питомник Дубовской лесозащитной станции Волгоградской обл. (посев 1950 г.)               | Ровные участки (каштановая, среднесуглинистая почва)                | 52                          | —         |
|                                                                                          | Приовражные участки (частично смытая почва с каменными включениями) | 26                          | —         |
|                                                                                          | Склоны балочек (смытая песчанистая почва)                           | 11                          | —         |

По данным Грудзинской (1955), покров из сорняков в условиях степей (Деркуль) препятствовал образованию микоризы у однолетних и двухлетних дубков.

Агротехнические мероприятия способствуют не только приживаемости сеянцев и образованию микориз, но и правильному

их функционированию. Помимо сохранения влажности, они создают соответствующую аэрацию в верхних слоях почвы, где обычно интенсивно развивается микориза. Харли (1959) в опытах, проведенных с отрезанными микоризными окончаниями бука, довольно четко показал значение содержания кислорода в поглощении микоризой фосфатов и щелочных металлов. Скорость поглощения их микоризой повышалась с увеличением содержания кислорода. Ученый считает, что микоризы не будут функционировать при содержании кислорода в почве ниже 3%, так как перемещение ионов из клеток грибного чехла в клетки корня зависит от количества  $O_2$ .

В природных условиях в лесу, по данным Браэрлай (1955), концентрация кислорода в почвенном воздухе гумусового горизонта, находящегося между подстилкой и гумусом в непосредственной близости микориз, равнялась в среднем 20,9%. Пеннингсфельд (Penningsfeld, 1950), изучая содержание кислорода в воздухе различных горизонтов лесных почв, находил всегда высокое содержание его в поверхностных и подповерхностных горизонтах, т. е. в тех местах, где происходит обильное микоризообразование.

### **Значение отдельных компонентов лесной почвы и почвенной и прикорневой микрофлоры для развития семян сосны и дуба.**

Внесение лесной почвы не всегда оказывало положительное действие на развитие древесных пород.

Эффективность лесной почвы может зависеть от многих причин. Лесная почва содержит не только грибы, образующие микоризу, но и целый комплекс других факторов (ферменты, витамины, ростовые вещества, органические и минеральные вещества, а также микроорганизмы).

Некоторые ученые приписывают благоприятное воздействие лесной почвы только за счет имеющихся в ней микоризообразующих грибов (Кессель, 1927; Анонимус, 1931; Леинг, 1932; Хэч, 1936а). Другие считают, что важное значение имеют также органические вещества лесной почвы и населяющая их микрофлора.

Данных о влиянии органических веществ, содержащихся в лесной почве, на развитие древесных пород в литературе почти нет, однако удобрительное действие лесной почвы в некоторых случаях становится несомненным.

Эглите (1955) показал, что увеличение количества вносимого гумуса в почвы бедного верещатника или в гравийно-песчаные значительно улучшало развитие семян сосны, не отражаясь на интенсивности микоризообразования.



В опытах Зеровой (1955) при внесении стерилизованной лесной почвы сухой вес однолетних сеянцев дуба увеличился на 7% по сравнению с контролем. При сравнении же действия стерильных и нестерильных лесных почв выяснилось, что эффект, оказанный внесением стерильной лесной почвы на сухой вес сеянцев, равнялся почти половине полученного от внесения обычной лесной почвы.

О значении органических веществ, содержащихся в лесной почве, для развития сеянцев бука достаточно убедительно говорят и данные Клэфема и Харли (цит. по Харли, 1959). Эти ученые установили, что внесение большого количества лесной почвы оказывало благоприятное воздействие только в почвах с малым содержанием гумуса и низким соотношением C/N (табл. 100).

Т а б л и ц а 100

*Эффективность лесной почвы в зависимости от содержания гумуса в почве питомника [Клэфем и Харли (цит. по Харли, 1959)]*

| Показатель           | Почва | Контроль | Внесена лесная почва | Внесен гумус + компост Рей-нер C <sub>4</sub> |
|----------------------|-------|----------|----------------------|-----------------------------------------------|
| Высота, см           | L     | 13,08    | 14,83                | 20,86                                         |
|                      | H     | 13,30    | 12,64                | 18,51                                         |
| Длина корня, см      | L     | 25,68    | 33,74                | 26,78                                         |
|                      | H     | 23,75    | 23,32                | 23,08                                         |
| Сухой вес побега, мг | L     | 484      | 786                  | 1607                                          |
|                      | H     | 632      | 534                  | 1142                                          |
| Сухой вес корня, мг  | L     | 1389     | 1678                 | 2799                                          |
|                      | H     | 1123     | 1002                 | 1789                                          |

П р и м е ч а н и е. L — окультуренная почва с низким содержанием гумуса; H — лесная почва с высоким содержанием гумуса.

Самцевич (1958а) также пишет, что соотношение C/N в почве является важным фактором, определяющим взаимоотношение между почвенными микроорганизмами и высшим растением.

Как показывают только что приведенные работы, органическое вещество почвы несомненно может влиять на развитие древесных пород. Однако необходимо принимать во внимание содержание его не только в лесной, но и в подлежащей микоризации почве.

Рунов (1952) на основании работ Бибер и Боголюбова считает, что воздействие применяемой для микоризации лесной почвы на растения складывается из химических и биологических факторов.

Некоторые попытки выяснить влияние химического состава самого лесного гумуса были предприняты Лафиндом (Lafind, 1951). Он исследовал действие экстракта гумуса различного происхождения на метаболизм молодых (одногодичных) корешков *Pinus strobus*. Однако наблюдаемая им стимуляция была незначительной.

Большое внимание было уделено выяснению роли микрофлоры лесной почвы. Многие исследователи (Мишустин, 1951; Мишустин, Пушкинская и Мирзоева, 1951; Кабанов, 1950; Рунов, 1952; Харли, 1948; Сobotка, 1956а, 1957) благотворное влияние лесной почвы связывают не только с деятельностью микоризообразующих грибов, но и с вносимой с нею при посадке леса и свойственной ей микрофлорой. Состав микрофлоры оказывает значительное влияние на развитие микоризообразующих грибов и образование микоризы.

Специфичность микрофлоры ризосферы лесных деревьев отмечали также Мантейфель, Жукова и Демьянова (1950).

Малышкин (1955а) установил, что многие формы, характерные для микробиологического ценоза зоны корня, в средневозрастных дубовых насаждениях отсутствуют совсем или находятся в небольших количествах в составе степной микрофлоры.

Рунов (1952), Сobotка (1956а, 1957) считают, что полученный ими благоприятный эффект при применении лесной почвы зависит не только от микоризообразующих грибов, но и от компонентов микробного ценоза, свойственного лесной почве. В их опытах лучшее действие оказывала лесная почва, а не отдельные чистые культуры микоризообразующих грибов. Харли (1948) отмечал, что улучшение роста некоторых деревьев и растений было получено и под воздействием немикоризообразующих грибов. Автор считает, что в дальнейшем «феномен» микоризообразования надо рассматривать не в изолированных опытах, а в связи с результатами, полученными при изучении ризосферы.

В пользу предположения, что микробный комплекс лесной почвы имеет значение в развитии древесных растений, приводим данные Малышкина (1952, 1955а), из которых видно, что препарат, комбинированный из нескольких свойственных ризосфере микробов *Azotobacter chroococcum*, *Trichoderma lignorum* и *Pseudomonas* sp., оказывал лучшее действие, чем отдельные микроорганизмы. Действие отдельных микроорганизмов, выделенных из ризосферы или лесной почвы, на развитие семян сосны и дуба изучали Малышкин (1951а, 1951б, 1952, 1955а, 1955б, 1956), Пономарева (1951, 1952, 1953, 1955), Пономарева и Пронько (1955), Пономарева и Вавуло (1953), Веденяпина (1955а, 1955б, 1957), Фомин (1950, 1951а, 1953), Попова (1955), Трибунская (1950), Рященко, Рюмина и Попова (1952) и Самцевич (1954). В основном исследовались различные штампы азотобак-

тера и триходермы. Кроме этого, в отдельных случаях применялись виды *Pseudomonas* и комбинированные препараты, состоящие из *Azotobacter chroococcum*, *Trichoderma lignorum*, *Bac. idosus*, *Bac. mycoides* и видов *Pseudomonas* (Малышкин, 1952, 1955а).

Согласно полученным результатам микрофлора в большинстве случаев оказывала благоприятный эффект на раз-

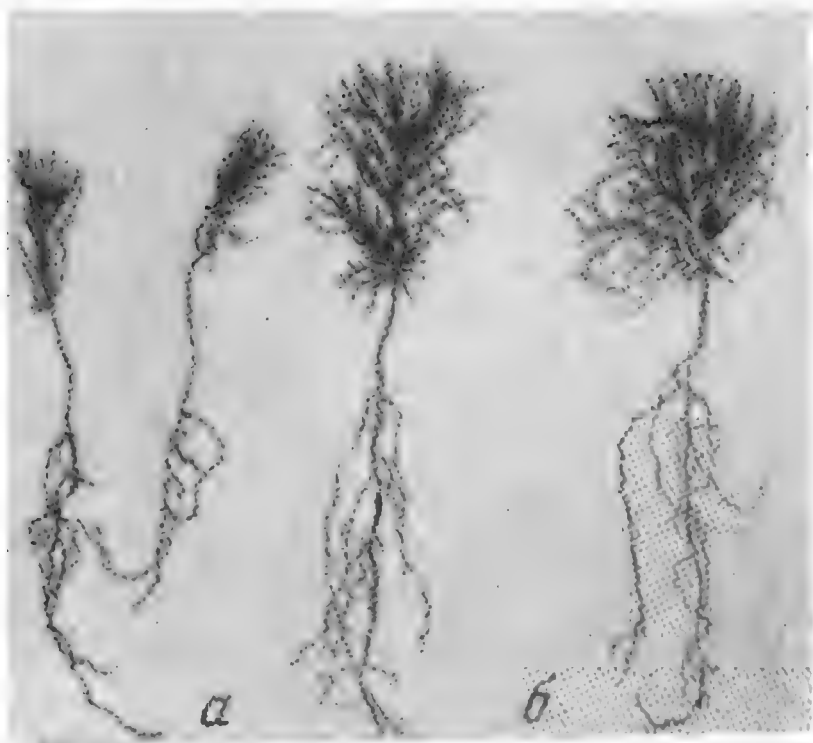


Рис. 67. Действие азотобактера на развитие однолетних сеянцев сосны обыкновенной (по Пономаревой и Пронько, 1955)

а — контроль; б — сеянцы, выросшие из бактеризованных семян

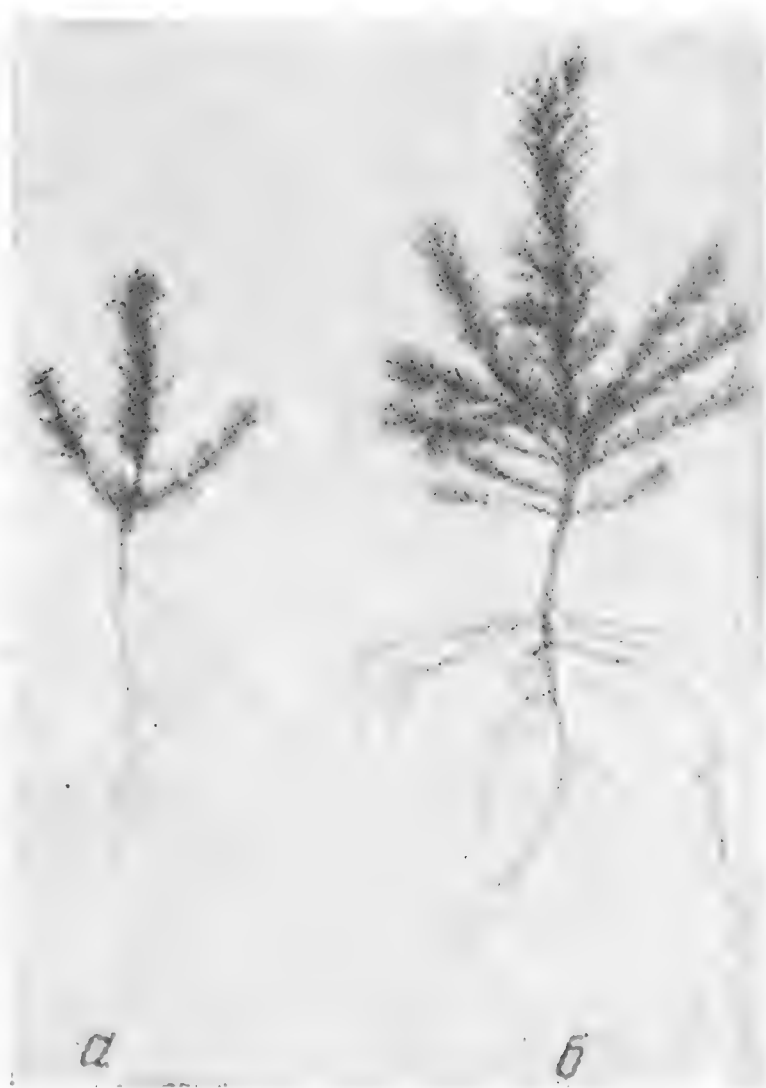


Рис. 68. Действие азотобактера на развитие двухлетних сеянцев лиственницы сибирской (по Пономаревой и Пронько, 1955)

а — контроль; б — сеянец, выросший из бактеризованных семян

витие древесных пород. Работы Малышкина (1955а) и Пушкинской (цит. по Мишустину, 1951) свидетельствуют о благоприятном действии *Trichoderma lignorum* на развитие сеянцев дуба, а Пономаревой (1955), Пономаревой и Пронько (1955) — сеянцев хвойных пород. У хвойных увеличивалась также групповая всхожесть семян. По данным Пономаревой, внесение азотобактера значительно способствовало росту сеянцев сосны обыкновенной (рис. 67), ели обыкновенной и лиственницы сибирской (рис. 68). Увеличивалась групповая всхожесть семян указанных пород и количество хлорофилла в листьях (Пономарева, 1951, 1953). Работы Веденяпиной указывают на хороший стимулирующий эффект, оказываемый азотобактером на развитие сеянцев дуба.

По данным Малышкина, азотобактер и триходерма стимулировали и микоризообразование. Эффект от действия этих микро-

организмов сохранялся на второй год вегетации. Неплохие результаты показал гриб (Г), выделенный Гельцер с поверхности микориз дуба, способствовавший развитию его семян.

Однако некоторые авторы переоценили роль почвенной микрофлоры, снижая значение микоризообразующих грибов. Например, Вавуло и Пономарева (1955) не учитывали микоризу на корнях семян и весь полученный эффект от применения микроорганизмов отнесли за счет последних.

Данные наших опытов, проведенных в лабораторных и вегетационных условиях, также в большинстве случаев показывали положительное влияние отдельных выделенных из ризосферы дуба и сосны микроорганизмов (триходерма, азотобактер, флуоресцирующие, пигментные) на развитие семян этих пород.

Интенсивность микоризообразования зависела от вида примененных микроорганизмов. Лучший эффект был достигнут при внесении смешанных культур, оказавших благоприятное действие и на развитие корневой системы семян дуба. Однако указанные микроорганизмы стимулировали и микоризообразование.

Эффект от применения микроорганизмов может быть длительным. Обработанные нами данные обследования девятилетних

Т а б л и ц а 101

*Действие микроорганизмов на развитие сосны и дуба  
(через девять лет после внесения биопрепаратов)*

| Вариант                                         | Почва                                                                                   | Поро-<br>да | Высота |        | Диаметр<br>на уровне<br>груди |        | Диаметр<br>у поверхности<br>почвы |       |
|-------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|-------------|--------|--------|-------------------------------|--------|-----------------------------------|-------|
|                                                 |                                                                                         |             | см     | %      | см                            | %      | см                                | %     |
| Контроль                                        | Темноцвет-<br>ная (Джаны-<br>бек, Западно-<br>Казахстан-<br>ская обл.)                  | Дуб         | 299,5  | 100    | 2,29                          | 100    | 4,60                              | 100   |
| Суперфосфат                                     |                                                                                         |             | 283,8  | 96,0   | 2,04                          | 89,8   | 4,12                              | 89,5  |
| Azotobacter chroo-<br>coccum + супер-<br>фосфат |                                                                                         |             | 328,3  | 111,1  | 2,52                          | 101,0  | 4,72                              | 100,2 |
| Trichoderma ligno-<br>rum + суперфос-<br>фат    |                                                                                         |             | 325,0  | 109,9  | 2,63                          | 101,04 | 5,06                              | 101,0 |
| Контроль                                        | Супесчаная<br>слабо гуму-<br>сированная<br>(Борисо-<br>глебск Воро-<br>нежской<br>обл.) | Сосна       | 459,1  | 100    | 6,15                          | 100    | 8,10                              | 100   |
| Суперфосфат                                     |                                                                                         |             | 427,5  | 93,1   | 5,3                           | 86,1   | 6,95                              | 85,8  |
| Azotobacter chroo-<br>coccum + супер-<br>фосфат |                                                                                         |             | 469,0  | 100,21 | 6,07                          | 98,6   | 8,06                              | 99,5  |
| Trichoderma ligno-<br>rum + суперфос-<br>фат    |                                                                                         |             | 472,0  | 100,28 | 6,0                           | 97,5   | 7,80                              | 96,1  |

П р и м е ч а н и е. Количество суперфосфата вносилось из расчета 7 г на лунку (Джаныбек) и 200 г (Борисоглебск) на ряд длиной 75 м (150 растений).

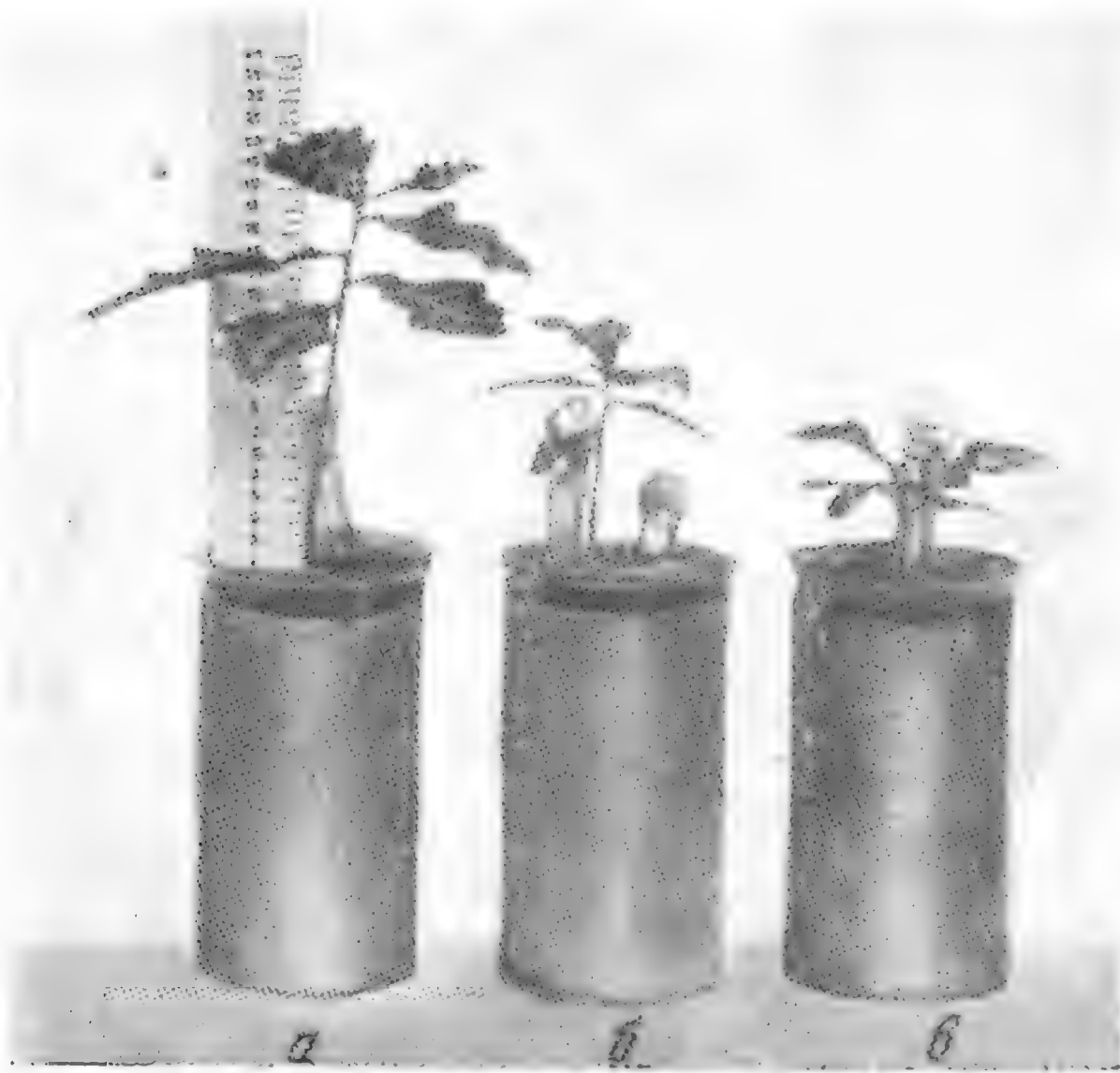


Рис. 69. Действие грибов, выделенных с поверхности микоризы, на развитие высоты стволика однолетних сеянцев дуба

а — гриб № 2; б — контроль; в — гриб № 1

опытов с дубом в Джаныбеке и сосной в Борисоглебске показали, что за этот период благоприятное действие *Azotobacter chroococcum* и *Trichoderma lignorum*, внесенных при посадке, сохранилось и выразилось в увеличении высоты ствола примерно на 0,5 м по сравнению с соответствующим контролем (табл. 101).

Действие микроорганизмов может быть и угнетающим. На рис. 69 представлен опыт с сеянцами дуба, выращенными в стерильном субстрате, защищенном с поверхности парафинированным песком. Полив производился стерилизованной водой. Желуди посажены стерилизованные. Препараты под № 1, 2 и 3 представляли собой чистые культуры грибов-немикоризообразователей, выделенных с поверхности микориз.

Положительно влияла на развитие как однолетних, так и двухлетних сеянцев дуба и микрофлора лесной почвы. Микрофлора вносилась в виде водных вытяжек из почвы, взятой из-под дубков, профильтрованные через бумажный фильтр. Контролем служили почва, в которой проводился опыт, и почва с добавленными в нее вытяжками из почвы, стерилизованными через фильтр Зейтца. Полученные данные (табл. 102) показывают благоприятное влияние микрофлоры лесной почвы на развитие как однолетних, так и двухлетних сеянцев дуба.

*Действие почвенной микрофлоры на развитие однолетних  
и двухлетних сеянцев дуба*

| Вариант                                                                | Средняя<br>высота сеянца |       | Средний об-<br>щий сухой вес<br>сеянца |       | Наличие<br>микоризы  |
|------------------------------------------------------------------------|--------------------------|-------|----------------------------------------|-------|----------------------|
|                                                                        | см                       | %     | г                                      | %     |                      |
| Однолётки                                                              |                          |       |                                        |       |                      |
| Контроль (почва) . . . . .                                             | 14,1                     | 100   | 3,91                                   | 100   | Не образо-<br>валась |
| Водная почвенная вытяжка, отфиль-<br>трованная через фильтр Зейтца . . | 17,9                     | 117,2 | 3,80                                   | 97,2  | »                    |
| Водная почвенная вытяжка, отфиль-<br>трованная через бумажный фильтр   | 18,7                     | 122,3 | 4,06                                   | 120,0 | »                    |
| Двухлетки                                                              |                          |       |                                        |       |                      |
| Контроль (почва) . . . . .                                             | 21,75                    | 100   | 6,32                                   | 100   | »                    |
| Водная почвенная вытяжка, отфиль-<br>трованная через фильтр Зейтца . . | 25,5                     | 117,2 | 7,49                                   | 118,5 | »                    |
| Водная почвенная вытяжка, отфиль-<br>трованная через бумажный фильтр   | 29,0                     | 133,3 | 9,37                                   | 148,0 | »                    |

Приведенные в литературном обзоре данные основываются на изучении роли факторов, не принадлежащих к одним и тем же лесным почвам. Органический же состав каждой лесной почвы (и присутствующие в ней почвенная микрофлора и микоризообразующие грибы) несомненно отличен. В связи с этим произвести сравнительную оценку значения отдельных компонентов лесной почвы и их действия на развитие сеянцев не представляется возможным. Учтя указанное обстоятельство, нами был поставлен опыт, где все исследуемые варианты брались из одной лесной почвы (Шемаханова, 1961б).

Из благоприятного эффекта, оказываемого лесной почвой на развитие сеянцев сосны и дуба, была сделана попытка выделить роли микоризообразующих грибов, почвенной микрофлоры и органического вещества. Вопрос решался в условиях вегетационного опыта в почвенных и песчаных культурах. В песчаных культурах растения выращивались на кварцевом песке со средой Гельригеля. С дубом были поставлены следующие варианты: песчаная культура без добавления лесной почвы; песчаная культура с добавлением лесной почвы; песчаная культура с добавлением прогретой лесной почвы; песчаная культура с добавлением корней с микоризами; песчаная культура с добавлением корней с микоризами, простерилизованными с поверхности раствором хлорной извести; песчаная культура с добавлением почвен-

ного раствора или водной вытяжки, отфильтрованных через бумажный фильтр; песчаная культура с добавлением почвенного раствора или водной вытяжки, отфильтрованных через фильтр Зейтца. Варианты с добавлением и без добавления лесной почвы, а также с добавлением почвенного раствора или водной почвенной вытяжки, отфильтрованных через фильтр Зейтца, были взяты в качестве контроля. Внесением в опыт вариантов с добавлением корней с микоризами в естественном виде и обработанных раствором 5%-ной хлорной извести предполагалось выявить значение грибов-микоризообразователей, а также разграничить роль микоризообразующих грибов и прикорневой микрофлоры.

Вариант с добавлением почвенного раствора или водной вытяжки, отфильтрованных через бумажный фильтр, должен был выяснить роль микрофлоры, причем вариант с добавлением почвенного раствора или водной вытяжки, пропущенной через фильтр Зейтца, служил к нему контролем, вычлняя роль солей, внесенных вместе с почвенным раствором или водной вытяжкой.

Влияние органического вещества лесной почвы рассчитывалось определить внесением лесной почвы, прогретой при 90° в сушильном шкафу в течение 3 час. и освобожденной от микориз просеиванием через мелкое сито с последующим отбором всех оставшихся корешков. Количество лесной почвы, водных вытяжек и почвенных растворов вносилось на сосуд из расчета на вес абсолютно сухой лесной почвы (135 г для дуба и 103 г для сосны на 7,5 кг песка). Почвенные вытяжки получали настаиванием указанных количеств почвы с водой в отношении 1 : 3; почвенные растворы — при давлении 200 атм. Количество корней с микоризами равнялось 3 г на сосуд в опыте с дубом и 4,5 г в опытах с сосной. Корни с микоризой, внесенные без хлорирования, подвергались тщательной отмывке от приставших к ним частиц почвы водопроводной, а затем в течение 25 мин. на Шюттель-аппарате дистиллированной водой. В другом случае корни с микоризой, кроме того, добавочно стерилизовались в течение 10 мин. в растворе 5%-ной хлорной извести. Применялись свежесобранные корни с микоризой. Количество микоризы определялось по 3-балльной системе: 0 — отсутствие микориз; 1— $\frac{1}{3}$  корней с микоризой; 2— $\frac{2}{3}$  корней с микоризой; 3 — почти все корни с микоризой. Случаи, когда на всю корневую систему приходилось одна — три микоризы, мы помечали отметкой «следы».

Результаты опытов показали (табл. 103 и 104), что основная роль при внесении лесной почвы принадлежит микоризообразующим грибам. Это подтверждается тем, что в вариантах с внесением прогретой и непрогретой лесной почвы, а также с «хлорированными» корнями с микоризой (сосна) образовалась обильная микориза и развитие сеянцев было наилучшим. Кстати



*Влияние микрофлоры лесной почвы на развитие однолетних  
сеянцев дуба в песчаной культуре (среднее на сеянец)*

| Вариант                                                                            | Число<br>листьев | Высота ство-<br>лика, см | Диаметр кор-<br>ня, мм | Сухой вес, г         |                     |       | Интенсив-<br>ность микори-<br>зообразова-<br>ния, баллы |
|------------------------------------------------------------------------------------|------------------|--------------------------|------------------------|----------------------|---------------------|-------|---------------------------------------------------------|
|                                                                                    |                  |                          |                        | надзем-<br>ной части | корневой<br>системы | всего |                                                         |
| Контроль . . . . .                                                                 | 10,8             | 17,3                     | 7,3                    | 1,23                 | 4,05                | 5,28  | 0                                                       |
| Внесена лесная почва . . .                                                         | 15,5             | 22,3                     | 8,4                    | 2,43                 | 8,23                | 10,65 | 3                                                       |
| Внесена прогретая и просе-<br>янная лесная почва . . .                             | 15,10            | 24,6                     | 8,8                    | 2,24                 | 7,08                | 9,32  | 3                                                       |
| Внесены корни с микоризой,<br>обработанные с поверхно-<br>сти хлорной известью . . | 12,40            | 19,2                     | 6,6                    | 1,14                 | 4,05                | 5,19  | 0                                                       |
| Внесены корни с микоризой<br>в естественном виде (не<br>хлорированные) . . . . .   | 16,8             | 21,8                     | 6,5                    | 1,62                 | 3,82                | 5,44  | 0                                                       |
| Внесен почвенный раствор,<br>отфильтрованный через<br>бумажный раствор . . . .     | 15,8             | 20,9                     | 6,9                    | 1,58                 | 4,78                | 6,310 | 0                                                       |
| Внесен почвенный раствор,<br>отфильтрованный через<br>фильтр Зейтца . . . . .      | 12,6             | 14,2                     | 6,7                    | 1,124                | 4,69                | 5,81  | 0                                                       |

сказать, основную роль микоризообразующих грибов в комплексе факторов, содержащихся в лесной почве, показывал наш опыт, где при внесении лесной почвы в аналогичных условиях, из одной и той же партии и одинакового веса желудей выросли микоризные и немикоризные сеянцы дуба. Сеянцы, образовавшие микоризы на своих корнях, имели лучшее развитие, большее количество хлорофилла в листьях и активную поглощающую поверхность корня по сравнению с сеянцами, не имеющими микоризы.

Однако, помимо грибов-микоризообразователей, и микрофлора лесной почвы оказала положительное воздействие на развитие сеянцев сосны и дуба, которое выразилось в увеличении сухого веса сеянцев в вариантах с внесением почвенных растворов и водных вытяжек. Общий сухой вес сеянцев дуба увеличился на 9,5, а сосны на 21,7% по сравнению с контролем (высчитано по отношению к варианту с добавлением почвенного раствора или водной вытяжки, отфильтрованных через фильтр Зейтца). Поскольку микориза в этих вариантах не образовалась, мы вправе заключить, что действие лесной почвы не ограничивается одними микоризообразующими грибами.

*Влияние микрофлоры лесной почвы на развитие однолетних  
- сеянцев сосны (песчаная культура)*

| Вариант                                                                             | Общее количество<br>в тыс. на 1 г<br>сухой почвы |                            |        | Соотношение между споро-<br>образующими и неспоро-<br>образующими бактериями | Сухой вес сеянца, мг |                       |       | Число сеянцев с микори-<br>зой, % | Интенсивность микоризо-<br>образования, баллы |
|-------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|----------------------------|--------|------------------------------------------------------------------------------|----------------------|-----------------------|-------|-----------------------------------|-----------------------------------------------|
|                                                                                     | бактерий на<br>МПА                               | бактерий на<br>МПА + сусло | грибов |                                                                              | надземной части      | корневой си-<br>стемы | всего |                                   |                                               |
| Контроль . . . . .                                                                  | —                                                | —                          | —      | —                                                                            | 76,5                 | 157,5                 | 234,0 | 0                                 | 0                                             |
| Внесена лесная почва                                                                | 206380                                           | 60700                      | 5098,8 | 4 : 1                                                                        | 101,0                | 187,0                 | 298,0 | 100                               | 3                                             |
| Внесена прогретая и<br>просеянная лесная<br>почва . . . . .                         | 20240                                            | 101200                     | 708,4  | 1 : 5                                                                        | 83,0                 | 123,5                 | 206,6 | 100                               | 3                                             |
| Внесены корни с ми-<br>коризой, обработан-<br>ные с поверхности<br>хлорной известью | —                                                | —                          | —      | —                                                                            | 101,0                | 186,5                 | 287,5 | 100                               | 2                                             |
| Внесена водная вы-<br>тяжка, отфильтро-<br>ванная через бу-<br>мажный фильтр . .    | 21852                                            | 26708                      | 1942,4 | 1 : 1                                                                        | 103,0                | 156,0                 | 259,0 | 0                                 | 0                                             |
| Внесена водная вы-<br>тяжка, отфильтро-<br>ванная через фильтр<br>Зейтца . . . . .  | 0                                                | 0                          | 0      | 0                                                                            | 78,0                 | 135,0                 | 213,0 | 0                                 | 0                                             |

Непосредственное действие микроорганизмов подчеркивается также и данными наших лабораторных и вегетационных опытов, показавших влияние почвенной микрофлоры на развитие сеянцев, прорастание семян сосны и развитие сеянцев дуба, когда образование микоризы не наблюдалось. Благоприятное действие микроорганизмов подтверждают также случаи, когда внесение азотобактера и триходермы при меньшем количестве образовавшейся микоризы оказывало лучший эффект на развитие сеянцев сосны и дуба по сравнению с контрольными сеянцами с хорошим микоризообразованием. Кроме того, влияние азотобактера на развитие сеянцев дуба проявляется еще до образования на нем микориз (Веденяпина, 1955а). Не безразличен для развития сеянцев дуба, а также сосны и состав почвенного раствора, который в зависимости от веществ, содержащихся

в лесной почве, может оказать стимулирующее или отрицательное действие.

На развитие дубовых сеянцев, по-видимому, влияла и прикорневая микрофлора. Сеянцы дуба при добавлении необработанных с поверхности корней, несущих прикорневую микрофлору, имели более развитую надземную часть и более высокий общий сухой вес по сравнению с сеянцами, выросшими с добавлением корней, обработанных хлорной известью. Образование микоризы в этих вариантах не произошло.

Наметилась некоторая тенденция более благоприятного влияния на развитие сеянцев дуба микробного комплекса лесной почвы, взятой из насаждений молодых дубов по сравнению с почвами старых лесных насаждений (табл. 105 и рис. 70).

Таблица 105

*Влияние почвенных растворов из-под дубков различного возраста одного и того же лесонасаждения на развитие двухлетних сеянцев дуба*

| Вариант                                        | Средняя высота<br>стволика |       | Средний общий<br>вес сеянцев |       | Наличие<br>микоризы  |
|------------------------------------------------|----------------------------|-------|------------------------------|-------|----------------------|
|                                                | см                         | %     | г                            | %     |                      |
| Контроль . . . . .                             | 26,6                       | 100   | 7,88                         | 100   | Не образо-<br>валась |
| Почвенный раствор из-<br>под старых дубков . . | 20,75                      | 77,1  | 5,85                         | 74,2  | То же                |
| Почвенный раствор из-<br>под молодых дубков    | 29,0                       | 111,5 | 9,37                         | 119,0 | »                    |

Обработанные нами измерения девятилетних дубков, посаженных Руновым в степной зоне (Деркуль), также показали, что благоприятно влияло на их развитие лишь внесение лесной почвы, взятой из-под молодого лесонасаждения в возрасте 13 лет (табл. 106).

К сожалению, значение органических веществ лесной почвы для развития сеянцев сосны и дуба этими опытами выяснить не удалось. Примененное нами в одном из вариантов прогревание, по-видимому, было недостаточным для полного освобождения лесной почвы от населяющих ее почвенных микроорганизмов и микрообразующих грибов (табл. 104).

Микробиологический анализ прогретой и непрогретой лесной почвы и водных вытяжек из нее, внесенных в опыт с сосной, показал, что прогрев изменяет соотношение между грибами, спорообразующими и неспорообразующими бактериями. С непрогретой лесной почвой было внесено больше неспоровых бактерий. В прогретой лесной почве повышалось количество споро-



**Рис. 70. Действие почвенных растворов на развитие однолетних сеянцев дуба**

**а — почвенный раствор из-под молодых дубков; б — почвенный раствор из-под старых дубков**

вых бактерий. Менялось соотношение этих групп и в почвенной водной вытяжке, отфильтрованной через бумажный фильтр. Уменьшалось и количество почвенных грибов. Возможно, что пониженное действие прогретой лесной почвы при наличии хорошо развитой микоризы на корнях сосны объясняется переруппировкой соотношений вносимого микробиологического ценоза.

Влияние почвенной микрофлоры в условиях почвенных культур изучалось нами только на сеянцах дуба в стерильной и нестерильной дерново-подзолистой нелесной почве. В использованной нами почве микориза или не образовывалась, или появлялась в незначительном количестве, практически не влияющем на развитие сеянцев дуба. Заложенные варианты были следующими: 1) контроль (обычная подзолистая почва, в которую почвенные растворы не вносились); 2) почва с добавлением почвенного раствора из дубравной почвы, отфильтрованного через бумажный фильтр; 3) почва с добавлением почвенного

*Влияние лесной почвы, взятой из лесонасаждений различного  
возраста, на развитие девятилетних дубков*

| Вариант                                                                | Средняя<br>высота<br>стволика,<br>см | Средний диа-<br>метр стволика<br>на уровне<br>груди, см | Средний диа-<br>метр стволика<br>у поверхности<br>почвы, см |
|------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|
| Контроль . . . . .                                                     | 153                                  | 0,90                                                    | 1,80                                                        |
| Лесная почва, взятая из насаждений<br>дуба в возрасте 13 лет . . . . . | 172                                  | 0,98                                                    | 2,30                                                        |
| Лесная почва, взятая из-под старых на-<br>саждений дуба . . . . .      | 121                                  | 0,55                                                    | 1,66                                                        |

Примечание. Лесная почва внесена из расчета 100 г на лунку.

раствора из дубравной почвы, пропущенного через фильтр Зейтца.

Почвенные растворы, внесенные в опыт с нестерилизованной и со стерилизованной почвой, получены из разных почв подмосковных дубрав. Приготовление и внесение растворов аналогично опыту, поставленному в песчаной культуре. Опыт, заложенный в нестерильной почве, продолжался в течение трех вегетационных периодов. В табл. 107 представлены данные, полученные в течение первого вегетационного периода. Из таблицы видно, что и в этих опытах, поскольку микориза образовалась в незначительном количестве (одна-три микоризы на каждый сеянец) или вовсе отсутствовала, внесение почвенной микрофлоры леса (в варианте со стерилизованной почвой) положительно влияло на развитие однолетних сеянцев дуба. Микрофлора (табл. 108) оказывала положительное действие и на последующее развитие сеянцев. Результаты исследования трехлетних дубков показали, что сеянцы в варианте, где была внесена микрофлора в виде почвенного раствора, полученного из лесной дубравной почвы и отфильтрованного через бумажный фильтр, имели большую высоту, лучше развитую корневую систему и увеличенную рабочую поглощающую поверхность корней, что особенно ценно.

Значение происхождения гумуса (верхний слой лесной почвы) для микоризообразования отмечал Частухин (19526). По данным автора, лесная почва, содержащая одну и ту же микоризу, но взятая одна из крапивной, а другая из осоковой дубравы, оказывали различное влияние на микоризообразование. В варианте с лесной почвой, взятой из крапивной дубравы, автор не только обнаружил большее число сеянцев с микоризой, но и большее количество сеянцев с сильноразвитой микоризой

Таблица 107

Влияние микрофлоры лесной почвы на развитие однолетних сеянцев дуба (почвенная культура)

| Вариант                                                                  | Средняя<br>высота<br>стволо-<br>ка, см | Величи-<br>на при-<br>роста, см | Средний<br>диаметр<br>стволи-<br>ка, мм | Средний<br>диаметр<br>корня,<br>мм | Средний сухой вес, г |       |       | Число<br>сеянцев<br>с микро-<br>зой, % | Интенсив-<br>ность ми-<br>коризооб-<br>разова-<br>ния, баллы |
|--------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------------|------------------------------------|----------------------|-------|-------|----------------------------------------|--------------------------------------------------------------|
|                                                                          |                                        |                                 |                                         |                                    | стволика             | корня | всего |                                        |                                                              |
| Контроль . . . . .                                                       | 24,6                                   | 4,4                             | 5,8                                     | 6,6                                | 3,08                 | 3,76  | 6,84  | 33,3                                   | Следы                                                        |
| Внесен почвенный раствор, отфильтро-<br>ванный через бумажный фильтр . . | 28,0                                   | 7,40                            | 6,5                                     | 7,56                               | 4,12                 | 5,04  | 9,16  | 0                                      | 0                                                            |
| Внесен почвенный раствор, отфильт-<br>рованный через фильтр Зейтца . .   | 24,0                                   | 5,5                             | 6,30                                    | 6,70                               | 3,64                 | 3,08  | 6,72  | 0                                      | 0                                                            |
| Контроль . . . . .                                                       | 15,3                                   | —                               | 5,3                                     | 5,2                                | 0,76                 | 2,60  | 3,36  | 0                                      | 0                                                            |
| Внесена водная вытяжка, отфильтро-<br>ванная через бумажный фильтр . .   | 18,7                                   | —                               | 4,7                                     | 5,7                                | 0,86                 | 3,28  | 4,14  | 0                                      | 0                                                            |
| Внесена водная вытяжка, стерилизо-<br>ванная через фильтр Зейтца . . .   | 17,9                                   | —                               | 3,9                                     | 4,4                                | 0,93                 | 2,87  | 3,80  | 0                                      | 0                                                            |

Таблица 108

Влияние микрофлоры лесной почвы на развитие трехлетних сеянцев дуба (почвенная культура)

| Вариант                                                                         | Число листьев | Высота ство-<br>лика, см | Диаметр ство-<br>лика, мм | Диаметр корня,<br>мм | Длина главного<br>корня, см | Сухой вес, г        |                     |       |       | Поглощающая<br>поверхность,<br>корня, м <sup>2</sup> /см <sup>2</sup> |         | Наличие<br>микоризы  |
|---------------------------------------------------------------------------------|---------------|--------------------------|---------------------------|----------------------|-----------------------------|---------------------|---------------------|-------|-------|-----------------------------------------------------------------------|---------|----------------------|
|                                                                                 |               |                          |                           |                      |                             | назем-<br>ной части | корневой<br>системы | почки | всего | общая                                                                 | рабочая |                      |
| Контроль . . . . .                                                              | 14,1          | 22,7                     | 8,07                      | 9,56                 | 32,0                        | 4,19                | 7,593               | 1,383 | 13,16 | 2,8738                                                                | 0,9599  | Не обра-<br>зовалась |
| Внесен почвенный раствор,<br>отфильтрованный через<br>бумажный фильтр . . . . . | 12,9          | 19,3                     | 11,40                     | 10,90                | 57,5                        | 4,25                | 13,35               | 3,17  | 20,77 | 4,0324                                                                | 1,4620  | То же                |
| Внесен почвенный раствор,<br>отфильтрованный через<br>фильтр Зейтца . . . . .   | 9,6           | 13,1                     | 9,0                       | 10,35                | 41,6                        | 3,66                | 11,39               | 1,29  | 16,34 | 2,3485                                                                | 0,8801  | »                    |

на корнях. Частухин полученный благоприятный результат отнес за счет повышенного содержания гумуса в почве, взятой из-под крапивной дубравы.

При выделении микоризообразующих грибов из микоризных окончаний корневых систем сосны и дуба мы установили, что поверхность грибного чехла микориз не только обильно заселена микрофлорой, но, по-видимому, и тесно с ней связана. Поскольку в природных условиях указанная микрофлора может влиять на поглощение питательных веществ микоризой, вопрос о ее количественном и качественном составе и особенно сопоставление с микрофлорой сосущих корешков представляет определенный интерес.

Данные по этому вопросу имеются у Трибунской (1955), Самцевича (1953а, 1955) и Малышкина (1956).

На основании своих данных Трибунская и Самцевич пришли к выводу, что микрофлора ризосферы микориз и сосущих корешков дуба и сосны количественно различна. Малышкин разницы в количестве бактерий и грибов между микоризами и немикоризными корешками дуба не обнаружил.

В наших опытах были использованы корневые системы однолетних сеянцев сосны, различающиеся по цвету микориз, и корневая система взрослых дубов. Микробиологический анализ прикорневой и корневой зон корешков производился одновременно, причем у микоризных и немикоризных окончаний одного и того же сеянца. Он проводился в основном на спорообразующие и неспорообразующие бактерии, грибы, актиномицеты, азотобактер, целлюлозоразрушающие и в одном случае на пектино-разрушающие бактерии. Учитывался только общий количественный состав и лишь у спорообразующих бактерий и грибов отмечался и качественный.

Полученные данные показали, что микрофлора микориз сосны и дуба количественно и качественно отличается от микрофлоры немикоризных корешков. Независимо от времени года, типа почв, вида древесной породы (в данном случае сосны и дуба) и возраста сеянцев основное отличие микрофлоры микориз от немикоризных корешков, по-видимому, намечается в общем количестве спорообразующих и неспорообразующих бактерий, а в некоторых случаях и грибов. На микоризных окончаниях среди спорообразующих бактерий преобладает *Bac. megatherium*. У немикоризных корешков обращает на себя внимание преобладание *Bac. cereus*, *Fusarium* и *Trichoderma*. Азотобактер ни в том, ни в другом случае обнаружен не был.

Полученные результаты (Трибунская и Самцевич) трактуются авторами различно. Трибунская приходит к выводу, что микоризообразующие грибы оказывают влияние на микробиологический режим ризосферы, изменяя состав последней. Наблюдаемое ею большое количество грибов и актиномицетов



у микоризных растений, по ее мнению, указывает на то, что, кроме грибов-микоризообразователей, в микотрофном питании растений участвуют и указанные микроорганизмы, особенно актиномицеты и дегумификаторы, роль которых заключается в снабжении растений перегнойными веществами.

Самцевич наблюдающее на микоризах большое количество гнилостных спорообразующих бактерий объясняет тем, что микориза является отмирающим органом.

Мы же считаем, что полученных экспериментальных данных еще недостаточно, чтобы прийти к определенной точке зрения. Укажем лишь, что развивающаяся на поверхности микориз микрофлора получает питание не за счет экзосмоса самих корешков, а за счет продуктов метаболизма микоризообразующих грибов, что, конечно, отражается и на соответственной микрофлоре.

В своих опытах мы хотели подчеркнуть значение микрофлоры, вносимой вместе с лесной почвой. Приведенные данные показали, что микрофлора оказывает определенное воздействие на развитие семян. Наблюдаемый эффект не во всех случаях может быть положительным, так же как и микоризообразующие грибы не всегда могут благоприятно воздействовать, поскольку большую роль играют окружающие условия среды.

Однако отметим, что в настоящее время, когда положительная роль микоризообразующих грибов, а также значение почвенных и ризосферных микроорганизмов для развития древесных пород достаточно выяснена, необходимо обратить серьезное внимание на взаимоотношения между микоризообразующими грибами и микрофлорой, особенно поселяющейся непосредственно на грибном чехле микоризы и тесно с ней связанной. На тесную связь указывает трудность получения чистых культур грибов-микоризообразователей при выделении из микориз. По данным Харли и Уайда (1955), даже 20-кратное отмывание микориз на Шюттель-аппарате не освобождает полностью поверхность микориз от поселившихся на них грибов.

В настоящее время назрел следующий этап изучения микоризы, а именно выяснение функций последней совместно с населяющей ее поверхность микрофлорой. Несомненно, что адсорбция и передача питательных веществ растению будут происходить в природных условиях несколько иначе, чем в стерильных культурах и могут в сильной степени зависеть от окружающей микрофлоры, в первую очередь от микроорганизмов, поселяющихся на грибном чехле микоризы. Это отмечает также Харли (1959), который пишет, что органическое вещество почвы и находящаяся в ней микрофлора эффективно влияют на доступность минеральных веществ для растений и этот эффект может быть очень велик.

## Эффективность применения лесной почвы в практике лесоводства

Лесная почва является самым распространенным в практике способом внесения микоризообразующих грибов. Впервые лесную почву применил Никитин (1878) для разведения березовых грибов на дачном участке. Мысль же об использовании лесной почвы для выращивания древесных пород впервые возникла у русского ученого Высоцкого (1902, 1909). Наблюдая в Мариупольском и Велико-Анадольском лесничествах гибель и усыхание молодых посадок дуба в новых питомниках, разбитых в степи, Высоцкий связал это явление с отсутствием микоризы (микорицы) на их корнях. По описанию Высоцкого, связь между наличием микоризы и хорошо развитым состоянием сеянца выступала поразительно ясно. Другой русский лесовод Васильев (1902) также высказывался о необходимости выяснения роли микоризы в произрастании деревьев. Однако лесная почва была применена только в 1927 г. при выращивании экзотических видов сосны в питомниках западной Австралии Кесселем (1927). Впоследствии этим методом стали широко пользоваться для разведения экзотических видов сосны (Пессин, 1928; Оливерос, 1932; Анонимус, 1931). Лесная почва применялась даже в Северной Родезии, на Яве в Бюитензорге и в Новой Зеландии (Рейнер, 1938). Из зарубежных ученых лесную почву при выращивании сосны в полевых условиях использовали также Уайт (1941), Уайльд (1954), Хэч (1936а, 1937), Митчелл, Финн и Розендаль (1937), Мак-Комб (1943) и Мак-Комб и Гриффиц (1946).

Лесную почву в СССР применил Пятницкий (1932) при посеве дуба. Однако широкое распространение этот способ получил только в 1949—1953 гг. в связи с облесением степных, лесостепных и полупустынных районов нашего Союза (в Украинской, Белорусской, Казахской, Латвийской и Российской Федеративной республиках). Лесную почву при выращивании дуба применили Пушкинская (цит. по Мишустину, 1955а), Красовская (1952а, 1952б), Красовская и Терешкина (1951), Беседин (1949), Травень (1950а), Мишустин (1955а), Щербаков и Мишустин (1950), Красовская и Смирнова (1950), Ванин и Ахремович (1950), Гельцер (1951а, 1951б, 1952а), Гельцер и Воронкова (1953), Рунов (1952, 1955), Цветкова (цит. по Ванину, 1949а), Присяжнюк (цит. по Ванину, 1949а), Лобанов (1952а, 1952б, 1953), Власов (1952а), Бараней (1939, 1940), Пятницкий (1932), Юрре (1939), Ахромейко (1949а), Потебня (1952), Самцевич (1952), Пушкинская (1952), Шемаханова (1952), Частухин (1952б), Трубецкова, Михалевская, Новичкова (1955), Малышкин (1955), Веденяпина (1955а), Лисенков (1955), Н. И. Федотова (1956), Ключник (1951), Сobotка (1955а, 1956, 1956б,

1957), Худяков (1953а), Петреску, Джорджеску (1955), Алесковский (1954), Щербакова (1953).

Работ по микоризации лесной почвой хвойных пород в СССР существует немного. Среди них основной породой была сосна. Выращиванием сосны с применением лесной почвы занимались Лисин (1949), Вехов (1949), Кузнецов (1950б), Эглите (1953а, 1953б, 1955), Пушкинская (цит. по Мишустину, 1955а), Власов (1955, 1956) и Мирчинк (1953). По микоризации лиственницы работали Лисин (1949), Вехов (1949) и Церлинг (1958). Все указанные авторы проводили свои опыты в полевых условиях.

Применение лесной почвы при разведении экзотических видов сосен почти всегда сопровождалось успехом.

По данным зарубежных ученых (Хэч, 1937, Финн, 1942, Рейнер, 1934а), лесная почва оказывала полезное действие при выращивании хвойных пород и в свойственных им эколого-географических условиях. Полезное действие лесной почвы при разведении сосны и лиственницы подтвердили и все работы, проведенные в Советском Союзе (Кузнецов, 1950б, Лисин, 1949; Власов, 1955; Вехов, 1949; Эглите, 1955; Церлинг, 1958). Опыты советских ученых проводились в светло-каштановых почвах, черноземах, песках и почвах бедного верещатника.

Пушкинская (цит. по Мишустину, 1955а) наблюдала увеличение процента сеянцев с микоризой и сухого веса сеянцев при внесении лесной почвы и под саженцы (на фоне суперфосфата, в Воронежской обл., в Борисоглебске). Положительная роль лесной почвы на развитие сеянцев сосны явствует и из вегетационных опытов (Крангауз, 1955).

Ученые, применившие лесную почву при выращивании дуба в полевых условиях, также в большинстве случаев отмечают ее полезное действие на развитие однолетних и двухлетних сеянцев дуба. Благоприятное действие, оказываемое лесной почвой на развитие хвойных пород и дуба, зависит от образования микоризы на корнях сеянцев и в основном заключается в лучшей приживаемости последних. Признак этого положительного влияния наблюдался в полевых условиях рядом ученых для сосны (Кессель, 1927; Анонимус, 1931; Оливерос, 1932; Рейнер, 1938; Рейнер и Нелсон-Джонс, 1949; Пушкинская, 1955; Кальметьев, 1956), для лиственницы (Церлинг, 1958; Лисин, 1949; Вехов, 1949; Мозер, 1956) и дуба (Бараней, 1939; Власов, 1955; Мишустин, 1951, и др.).

По данным Мишустина (1951), внесение лесной почвы в каштановую почву Аршань-Зельменя и чернозем Белых Прудов увеличивает приживаемость сеянцев дуба до 30%.

Выращивая хвойные породы (пихту, ель, веймутовую и красную сосну и лиственницу) в черноземах Орловской обл., Вехов (1949) наблюдал значительный отпад сеянцев, который продол-

жался до двух, трех и даже до четырех лет. Внесение лесной почвы вместе с дерновой землей прекратило отмирание растений.

Другие основные признаки, характеризующие благотворное влияние лесной почвы, выражаются в лучшем развитии и состоянии сеянцев.

Микоризованные сеянцы характеризуются темно-зеленым цветом листы и хвои. На исчезновение хлороза у сосновых сеянцев после внесения лесной почвы указывали Лисин (1949), Анонимус (1931), Кессель (1927), Оливерос (1932), Гельцер (1951б), Янг (1936), Хэч (1936а). Корреляцию между цветом листа у сеянцев дуба и внесением лесной почвы отмечали Бараней (1939), Рунов, (1955) и Петреску и Джорджеску (1955).

Петреску и Джорджеску писали, что сеянцы дуба, выращенные при внесении лесной почвы, имели сухих и желтых листьев всего 5%, в то время как у немикоризованных их число достигало 80%. Рунов указывал, что на делянках, в которые была внесена лесная почва, преобладали сеянцы с зеленой листвою, в немикоризованных — с желтой.

Наличие связи между хорошим развитием сеянцев и внесением лесной почвы отмечают почти все применившие ее исследователи (Травень, 1950а; Власов, 1956; Сobotка, 1955а, 1956, 1957). Красовская и Смирнова (1950) также отмечают, что сеянцы без микоризы отстают в росте, причем разница особенно заметна на второй год. Семихненко (1952) указывает, что внесение лесной почвы — необходимое условие для быстрого роста дуба. Власов (1956) наблюдал значительное увеличение поглощающего аппарата корневой системы дуба при внесении лесной почвы, что, по его мнению, важно в связи с несовершенством собственного.

При внесении лесной почвы наблюдался большой выход сеянцев первого сорта у дуба (Травень, 1950а; Сobotка, 1955а, 1956, 1957). Лисин (1949) указывал, что при микоризации количество сосновых сеянцев, годных для посадки, равнялось 93%, в то время как в немикоризованном контроле оно достигало только 22,7%. Для лиственницы эти цифры выражались в 91 для микоризованных и 7,6% для немикоризованных. Внесение лесной почвы (табл. 109) способствовало и более раннему образованию микориз у дуба (Лобанов, 1952а, Гельцер, 1952а; Красовская и Терешкина, 1951; Семихненко, 1952), что в свою очередь сказывалось на снабжении сеянцев водой и питательными веществами (Гельцер, 1952а, 1952б) и давало лучшее развитие их в последующие годы (Семихненко).

Стимуляцию микоризообразования при внесении лесной почвы у дубовых сеянцев наблюдали в полевых опытах Зерова и Воробьев (1950), Лобанов (1952а, 1953), Красовская и Смирнова (1950), Красовская (1952б), Частухин (1952а), Мишустин (1951), Фомин (1951а), Федотова (1956). По данным Лобанова,

посевы дуба без внесения лесной почвы имели 14,3% микоризных сеянцев, при внесении лесной почвы количество их достигало 48%. Лобанов указывает, что при посадке сосны в питомнике около Волгограда (светло-каштановые почвы) микориза образовалась только в результате внесения лесной почвы.

Таблица 109

Влияние лесной почвы на микоризообразование у дубков первого года жизни (Лобанов, 1953)

| Время сбора<br>корней | Дубки, не получившие<br>лесную почву           |                             |   | Дубки, получившие<br>лесную почву              |                              |     |
|-----------------------|------------------------------------------------|-----------------------------|---|------------------------------------------------|------------------------------|-----|
|                       | общее<br>число<br>исследо-<br>ванных<br>дубков | число дубков<br>с микоризой |   | общее<br>число<br>исследо-<br>ванных<br>дубков | число дубков,<br>с микоризой |     |
|                       |                                                | абсолют-<br>ное             | % |                                                | абсолют-<br>ное              | %   |
| 1950 г.               |                                                |                             |   |                                                |                              |     |
| 7 августа . . . . .   | 15                                             | 0                           | 0 | 30                                             | 1                            | 2,2 |
| 9 сентября . . . . .  | 15                                             | 0                           | 0 | 30                                             | 11                           | 37  |
| Конец сентября        | 125                                            | 11                          | 9 | 250                                            | 67                           | 27  |

Однако, несмотря на полезное действие, оказываемое лесной почвой на микоризообразование, развитие сеянцев древесных пород и их приживаемость, вопрос о полезности повсеместного ее применения принял дискуссионный характер. Предпосылкой к тому послужили наблюдающиеся многочисленные случаи образования микориз и без этого мероприятия. Основное разногласие возникло по вопросу: необходимо ли внесение лесной почвы при разведении дуба в засушливых степных, лесостепных и полупустынных зонах? По наблюдениям Самцевича (1952а, 1955), Зеровой и Воробьева (1952а), Зеровой (1955), Потевни (1952) и Ключника (1951, 1952), основным фактором для выращивания дуба в этих условиях является влажность. Поскольку микориза в степи при наличии достаточной влажности развивалась и без внесения лесной почвы, они считали вышеуказанное мероприятие в этих условиях бесполезным. Далее Зерова (1955) и Самцевич (1952а, 1955) утверждают, что гибель дубков в степи всецело связана с недостатками влаги и не зависит от отсутствия микоризы на их корнях.

Эффект от внесения лесной почвы, по данным Зеровой (1952), сказывается лишь при влажности почвы, благоприятной для развития дуба, т. е. при 60% от полной ее влагоемкости. При внесении лесной почвы в условиях недостаточной влажно-

сти разница между микоризованными и немикоризованными сеянцами полностью стирается, и сеянцы развиваются плохо в обоих случаях.

Однако результаты, полученные другими исследователями, показывают благоприятное действие лесной почвы на произрастание дуба в засушливых условиях сухих степей (Травень, 1950а; Рунов, 1955; Большакова, 1961; Власов, 1955; Гельцер, 1952а; Петреску и Джорджеску, 1955 и Федотова, 1956).

Травень (1950а) указывает, что внесение лесной почвы в светло-каштановые почвы Волгоградской обл. увеличило в среднем высоту сеянцев дуба в первый год вететации на 20, на второй на 35, а в третий на 50% по сравнению с контролем (табл. 110).

Т а б л и ц а 110

Действие лесной почвы на развитие сеянцев дуба (Травень, 1950а)

| Вариант                                                                                  | Почва               | Высота сеянцев дуба. % к контролю |                   |         |                   |         |                   |
|------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------|-----------------------------------|-------------------|---------|-------------------|---------|-------------------|
|                                                                                          |                     | 1-й год                           |                   | 2-й год |                   | 3-й год |                   |
|                                                                                          |                     | средняя                           | макси-<br>мальная | средняя | макси-<br>мальная | средняя | макси-<br>мальная |
| Лесополоса дуба с сопутствующими породами + лесная почва                                 | Слабо-солонцеватая, | 114,2                             | 121,9             | 132,8   | 138,1             | 133,0   | 138,4             |
| Лесополоса чистого дуба + лесная почва (желуди не сортированные)                         | супесчаная,         | 120,0                             | 130,0             | 135,0   | 214,8             | 150,0   | 258,0             |
| Лесополоса чистого дуба + лесная почва (желуди, сортированные крупные и средние, вместе) | светло-каштановая   | 111,0                             | 127,5             | 111,0   | 121,5             | 120,0   | 116,2             |

Мишустин (1955а) указывает, что эффективность действия микоризации на темно-каштановой почве даже в засушливый год выразилась в увеличении среднего сухого веса однолетних сеянцев дуба на 30,7, а приживаемость на 21,9% по сравнению с контролем.

Красовская и Смирнова (1950) и Красовская (1952б) отмечают положительное действие лесной почвы в Саратовской обл. при выращивании дуба в степи в лугово-черноземной почве на фоне малой влажности (табл. 111). Микоризообразование и ветвление корневой системы при недостатке влажности было более интенсивным у растений, микоризованных дубравной

Влияние лесной почвы в условиях засушливого года на развитие сеянцев дуба  
(Красовская, 1952б)

| Вариант                                 | Надземная часть |               | Глубина залегания корней, см |                | Число боковых корней 1-го порядка, % | Число растений с боковыми корнями 2-го порядка, % | Число зараженных корневых пряжек с оценкой, % |      |     |
|-----------------------------------------|-----------------|---------------|------------------------------|----------------|--------------------------------------|---------------------------------------------------|-----------------------------------------------|------|-----|
|                                         | высота, см      | число листьев | главного                     | зоны ветвления |                                      |                                                   | очень много                                   | мало | нет |
| Контроль . . . . .                      | 4,9             | 0,7           | 19,9                         | 14,3           | 40,3                                 | 29                                                | 20                                            | 52   | 28  |
| 30 г лесной почвы на лунку без полива . | 5,5             | 1,3           | 28,3                         | 19,8           | 64,0                                 | 50                                                | 41                                            | 54   | 5   |
| 30 г лесной почвы на лунку (два полива) | 7,2             | 1,4           | 29,6                         | 20,6           | 84,0                                 | 41                                                | 26                                            | 58   | 16  |

почвой. Красовская считает, что основной прирост у растений на второй год начинается с весны и в это время очень важно для дальнейшего интенсивного роста сеянцев хорошее развитие корневой системы и микоризы. Очень показательны материалы Власова (1955) о положительном влиянии лесной почвы на развитие и приживаемость сеянцев дуба в каштановых почвах. Полученные им данные показывают, что относительное количество живых сеянцев в посевах, где была внесена лесная почва, с каждым годом увеличивалось и составляло в среднем на 1 га от контроля в первый год 133, во втором году 150 и в третьем 178%. Количество же сеянцев с микоризой в первом вегетационном сезоне насчитывалось в среднем 3,7 тыс. шт/га, в то время как в контроле оно было около 0. К концу третьего вегетационного периода количество дубков с микоризой равнялось 195% по сравнению с контролем (рис. 71). Значительно увеличивался и вес дубков в микоризованном посеве (рис. 72).

Интересны данные Церлинг (1960), которая указывает, что образование микориз за счет грибов, находящихся в почве, посева не обеспечивает на первом году жизни даже в условиях хорошего увлажнения, массового микоризообразования и у лиственницы. Автор рекомендует для обогащения степных почв микоризообразующими грибами обязательное внесение лесной почвы при выращивании сеянцев лиственницы впервые на данной площади. При повторных посевах необходимость этого мероприятия исключается.

Действие лесной почвы выражалось в устойчивости микоризованных растений к неблагоприятным условиям засухи и лучшем развитии сеянцев. На эти же признаки указывают и данные Зеровой (1955) и Самцевича (1952а, 1955). Критически просма-



тривая таблицы, приведенные в вышеуказанных работах, мы приходим к выводу, что значение лесной почвы велико именно при недостаточном количестве влаги в почве. Внесение ее уменьшает отпад сеянцев и обеспечивает их лучшее развитие.

Поскольку в условиях сухих степей при произрастании дуба больше приходится рассчитывать на малую влажность почвы, приведем данные вегетационных опытов Зеровой (1955) по развитию сеянцев дуба при 60 и 30% влажности от полной влагоемкости почвы (табл. 112, 113). Приведенные в табл. 112 цифры показывают, что сеянцы, выращенные в лесной почве, по весу надземных частей и корневых систем

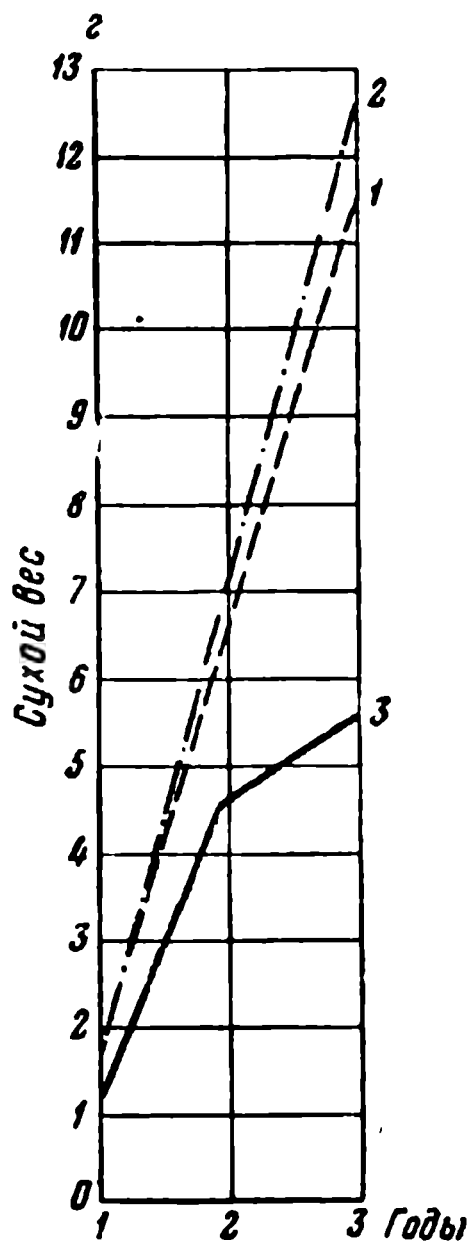


Рис. 71. Сухой вес дубков, заложенных в каштановой почве; Зимовники (по Власову, 1955)

1 — внесена лесная почва; 2 — внесена лесная почва с суперфосфатом; 3 — контроль

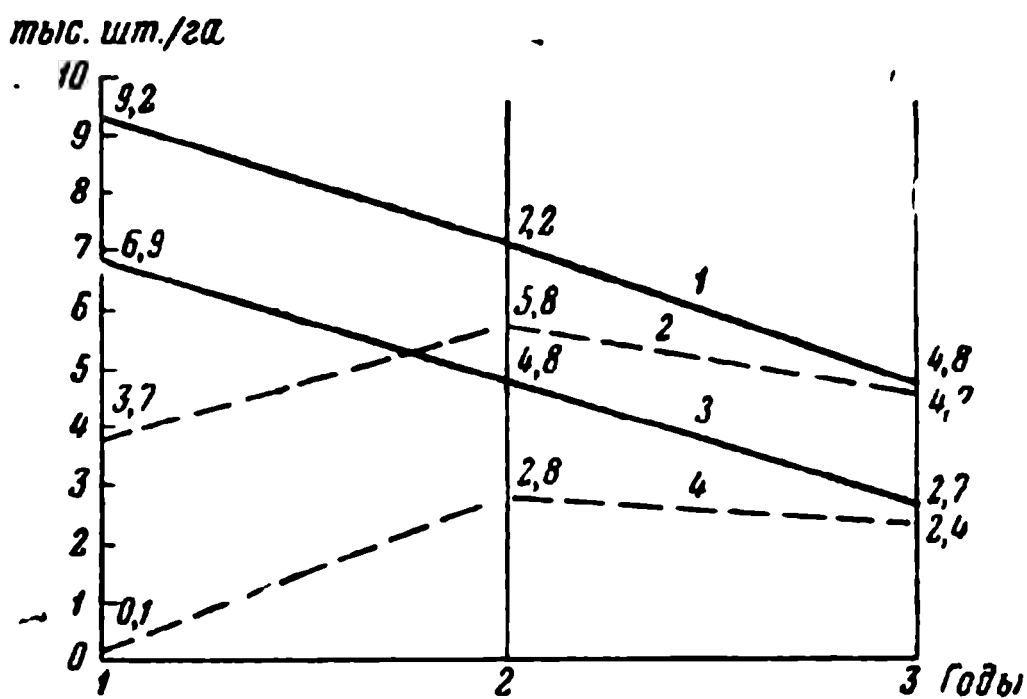


Рис. 72. Общее число сеянцев и число сеянцев с микоризой в тыс. шт./га. Средние данные по каштановым почвам (по Власову, 1955)

1, 2 — внесена лесная почва; 3, 4 — контроль; 1, 3 — общее количество сеянцев; 2, 4 — количество сеянцев с микоризой

превосходят сеянцы, выросшие в степных почвах без добавления лесной почвы, причем значительная разница наблюдается при 30% влажности от полной влагоемкости почвы. Микориза образовалась во всех вариантах опыта. Данные табл. 113 показывают, что минеральные удобрения не заменяют эффективности микоризообразующих грибов. Микоризообразующие грибы помогают, по-видимому, при недостаточной влажности усваивать сеянцам минеральные вещества, недоступные в этих условиях для растения.

Опыты Самцевича (1952а, 1955), на которых он основывает бесполезность микоризации в степи, тоже иллюстрируют во многих случаях полезное действие лесной почвы в условиях сильной

засухи на развитие дуба. Приведем некоторые выборочные данные из табл. 1, 2, 3 и 6 работы Самцевича (1952а), показывающие благоприятное влияние лесной почвы на развитие дуба

Таблица 112

Развитие двухлетних сеянцев дуба, выращенных на лесной и на степной почвах при различной влажности почвы; вегетационный опыт (Зерова, 1955)

| Вариант                              | Влажность почвы от полной влагоемкости, % |     |      |     |                  |     |       |     |              |     |       |     |
|--------------------------------------|-------------------------------------------|-----|------|-----|------------------|-----|-------|-----|--------------|-----|-------|-----|
|                                      | 60                                        |     | 30   |     | 60               |     | 30    |     | 60           |     | 30    |     |
|                                      | Средний вес                               |     |      |     |                  |     |       |     |              |     |       |     |
|                                      | надземной части                           |     |      |     | корневой системы |     |       |     | всего сеянца |     |       |     |
|                                      | г                                         | %   | г    | %   | г                | %   | г     | %   | г            | %   | г     | %   |
| Лесная почва . .                     | 5,76                                      | 100 | 4,46 | 100 | 15,29            | 100 | 12,85 | 100 | 21,05        | 100 | 17,31 | 100 |
| Обыкновенный чер-<br>нозем . . . . . | 6,80                                      | 118 | 2,10 | 47  | 12,78            | 84  | 6,85  | 53  | 19,58        | 93  | 8,95  | 53  |
| Южный чернозем                       | 3,87                                      | 67  | 1,51 | 34  | 9,29             | 61  | 4,52  | 37  | 13,16        | 63  | 6,03  | 35  |
| Каштановая почва                     | 5,55                                      | 96  | 2,18 | 49  | 12,41            | 98  | 5,93  | 46  | 17,96        | 85  | 8,11  | 47  |

в черноземах (табл. 114, 115 и 116). Проценты в таблицах подсчитаны нами. Табл. 114 представляет результат двухлетнего опыта, заложенного в 1949 г. в опытной лесополосе Владимирского района Николаевской обл.

Таблица 115

Действие лесной почвы на развитие однолетних сеянцев дуба в южном черноземе Владимирской опытной станции (Самцевич, 1952а)

| Вариант                                | Недезинфицирован-<br>ные желуди |                            |                   | Дезинфицированные<br>желуди |                   |                            |                   | Число дубков с микро-<br>ризой |
|----------------------------------------|---------------------------------|----------------------------|-------------------|-----------------------------|-------------------|----------------------------|-------------------|--------------------------------|
|                                        | полевая всхо-<br>жесть, %       | число дубков<br>выше 10 см |                   | полевая<br>всхожесть        |                   | число дубков<br>выше 10 см |                   |                                |
|                                        |                                 | % к взро-<br>шедшим        | % к кон-<br>тролю | % к взро-<br>шедшим         | % к кон-<br>тролю | % к взро-<br>шедшим        | % к кон-<br>тролю |                                |
| Контроль . . . . .                     | 92,5                            | 33,5                       | 100               | 91,5                        | 100               | 27,8                       | 100               | 100                            |
| Микоризация желудей                    | 92,5                            | 38,1                       | 113,7             | 97,0                        | 107,1             | 37,5                       | 134,9             | 100                            |
| Микоризация почвы<br>в лунку . . . . . | 92,0                            | 36,1                       | 109,5             | 93,5                        | 102,2             | 29,3                       | 105,4             | 100                            |

Таблица 113

Влияние микоризообразующих грибов на развитие однолетних сеянцев дуба при различных условиях влажности почвы; вегетационный опыт (Зерова, 1955)

| Вариант                                  | Влажность почвы от полной влагоемкости, % | Средний вес сеянца, г |        |       |
|------------------------------------------|-------------------------------------------|-----------------------|--------|-------|
|                                          |                                           | надземной части       | корней | всего |
| Стерильная почва . . . . .               | 60                                        | 4,17                  | 10,00  | 14,17 |
| Контроль . . . . .                       | 30                                        | 1,86                  | 5,52   | 7,38  |
| Стерильная почва . . . . .               | 60                                        | 5,31                  | 13,57  | 18,88 |
| Зараженная микоризными окончаниями . .   | 30                                        | 2,46                  | 6,72   | 9,18  |
| Стерильная почва . . . . .               | 60                                        | 6,69                  | 13,21  | 19,90 |
| Внесено полное минеральное удобрение . . | 30                                        | 1,73                  | 4,15   | 5,88  |

Таблица 114

Действие лесной почвы в условиях степи; опытная полоса Владимировского района Николаевской обл., полевой опыт (Самцевич, 1952а)

| Год  | Возраст сеянцев | Средняя высота, % |                | Средний диаметр, % |                | Число дубков выше 10 см, % |                | Число дубков выше 20 см, % |                | Приживаемость, % |                | Интенсивность микоризовывания |                |
|------|-----------------|-------------------|----------------|--------------------|----------------|----------------------------|----------------|----------------------------|----------------|------------------|----------------|-------------------------------|----------------|
|      |                 | контроль          | микоризованные | контроль           | микоризованные | контроль                   | микоризованные | контроль                   | микоризованные | контроль         | микоризованные | контроль                      | микоризованные |
| 1949 | Однолетки       | 100               | 104,2          | 100                | 109,7          | 100                        | 139,0          | —                          | —              | —                | —              | Обильная                      | Обильная       |
| 1950 | Двухлетки       | 100               | 105,0          | 100                | 100,0          | 100                        | 112,7          | 100                        | 124,6          | 79,6             | 97,4           | Обильная                      | Обильная       |

Самцевич указывает, что не только первая половина 1949 г., но пять лет предыдущих были засушливыми. Из приведенных в таблице данных (взят вариант «микоризация желудей») видно, что внесение лесной почвы в южные черноземы положительно повлияло на приживаемость сеянцев, которая была на 18%

Т а б л и ц а 116

*Влияние лесной почвы при иссушающем действии покровной культуры (рожь) на развитие двухлетних сеянцев дуба в южном черноземе Владимировской опытной станции (Самцевич, 1952а)*

| Показатель                         | Контроль не-микоризован-ный |                          | Микоризация почвы |                          | Микоризация желудей |                          |
|------------------------------------|-----------------------------|--------------------------|-------------------|--------------------------|---------------------|--------------------------|
|                                    | показатель                  | % к сеянцам без микоризы | показатель        | % к сеянцам без микоризы | показатель          | % к сеянцам без микоризы |
| Средняя высота, см . . . . .       | 13,0                        | 100                      | 12,9              | 99                       | 13,2                | 101,0                    |
| Средний диаметр дубков, мм . . . . | 2,9                         | 100                      | 3,3               | 113,8                    | 3,2                 | 110,3                    |
| Число сеянцев выше 20 см, % . . .  | 3,0                         | 100                      | 3,9               | 130,0                    | 5,0                 | 166,6                    |
| Число сохранившихся сеянцев, % . . | 17,0                        | 100                      | 19,6              | 115,3                    | 18,5                | 109,0                    |

выше, чем в контроле, и на их развитие. Количество дубков выше 10 и 20 см было больше на 12,7 и 24,6% даже на второй год вегетации.

Лучшую полевую всхожесть и количество мощно развитых дубков в вариантах с внесением лесной почвы демонстрирует и другой опыт, проведенный на Владимировской опытной станции (табл. 115). Выживаемость дубков и наличие мощных экземпляров являются существенными показателями благоприятного действия лесной почвы. Показателен также опыт, проведенный в южном черноземе с непахными культурами (табл. 116). В данном случае иссушающее влияние покровных культур (сравнимые результаты можно было получить только для ржи) сказывается в большей степени на немикоризованных сеянцах. Влажность почвы в гнездах в этих условиях была очень низкой и равнялась на глубине от 10 до 15 см 7,4%, на глубине от 25 до 30 см — 11,8% и на глубине от 45 до 50 см — 11%.

Устойчивость сеянцев с микоризой к засухе констатировали также Кромер (1935) и Харли (1940). Характерны и данные самой Зеровой (Зерова и Ефимова, 1953), которая отмечает, что сеянцы с микоризой, образовавшейся от гриба *Nebeloma crustuliniforme*, произрастая при 30% влажности от полной влагоемкости почвы, более устойчивы к засыханию, чем немикоризные.

Полезное действие, оказываемое лесной почвой, с годами не исчезает, в результате чего вырастают более полноценные лесонасаждения.

Приводим, обработанные нами данные, полученные при обследовании девятилетних посадок дуба, заложенных в Калмыцкой АССР в условиях полупустынь (Аршань-Зельмень) на солонцах, лугово-каштановых и светло-каштановых почвах и в Западно-Казахстанской обл. (Джаныбек) на темноцветных почвах Большаковой, а в условиях сухих степей (Каменная степь) Воронежской обл. на черноземах Петровой. Выращивание дуба в светло-каштановых почвах и на солонцах проводилось при влажности 70, 60 и 50% от полной влагоемкости почвы на фоне лесной почвы и без нее. Полив проводился периодически, напуском. Дубки в лугово-каштановой, темноцветной почвах и черноземе выращивались на неполивных участках. В Каменной степи, где была заложена лесополоса, и в Джаныбеке измерялись не все деревья (по 5 растений на каждое гнездо); были выбраны только самые высокие; в Аршань-Зельмене — все растения подряд, но высотой не ниже полметра. Результаты измерений (табл. 117, 118 и 119) показали, что дубки, выросшие с добавлением лесной почвы, имели лучшее развитие по высоте и диаметрам ствола у поверхности почвы ( $D_1$ ) и на уровне груди ( $D_2$ ). Количество оставшихся в лугово-каштановой почве

Т а б л и ц а 117

*Влияние лесной почвы на развитие дуба в черноземах и лугово-каштановых почвах*

| Показатель                                | Почва             | Количество лесной почвы, г на лунку |       |       |       |
|-------------------------------------------|-------------------|-------------------------------------|-------|-------|-------|
|                                           |                   | конт-роль                           | 10    | 25    | 30    |
| Высота дубков, см . . . . .               | Чернозем          | 320,0                               | 321,0 | —     | 334,6 |
| Диаметр на уровне груди, см . . . . .     |                   | 2,22                                | 2,25  | —     | 2,33  |
| Диаметр у поверхности почвы, см . . . . . |                   | 4,03                                | 4,13  | —     | 4,42  |
| Высота, см . . . . .                      | Лугово-каштановая | 133,0                               | 158,3 | 180,5 | —     |
| Диаметр на уровне груди, см . . . . .     |                   | 0,85                                | 1,41  | 1,24  | 1     |
| Диаметр у поверхности почвы, см . . . . . |                   | 1,84                                | 2,80  | 3,13  | —     |
| Число оставшихся гнезд . . . . .          |                   | 11                                  | 21    | 22    | —     |

гнезд насчитывалось в два раза большее, чем в контроле, что по отношению к посеянным гнездам, число которых равнялось 30, составляло 73,3, в то время как в контроле их было 36,6% (табл. 117). Кроме того, процент самых высоких дубков (выше 3,5 м), выросших на черноземе с добавлением лесной почвы,

Влияние лесной почвы на развитие дуба на светло-каштановой почве Аршань-Зельменя (среднее на растение)

| Вариант                                               | Влажность почвы, % |                                    |                                 |                         |                            |                        |            |                             |                                 |                         |                            |                        |            |                             |                                 |                            |                        |  |
|-------------------------------------------------------|--------------------|------------------------------------|---------------------------------|-------------------------|----------------------------|------------------------|------------|-----------------------------|---------------------------------|-------------------------|----------------------------|------------------------|------------|-----------------------------|---------------------------------|----------------------------|------------------------|--|
|                                                       | 70                 |                                    |                                 |                         |                            |                        | 60         |                             |                                 |                         |                            |                        | 50         |                             |                                 |                            |                        |  |
|                                                       | Высота ствола, см  | Диаметр ствола на уровне груди, см | Диаметр у поверхности почвы, см | Число оставшихся дубков | Число растений выше 200 см | Число оставшихся лунок | Высота, см | Диаметр на уровне груди, см | Диаметр у поверхности почвы, см | Число оставшихся дубков | Число растений выше 200 см | Число оставшихся лунок | Высота, см | Диаметр на уровне груди, см | Диаметр у поверхности почвы, см | Число растений выше 200 см | Число оставшихся лунок |  |
| Сеянцы, выросшие с добавлением лесной почвы . . . . . | 418,6              | 2,44                               | 3,96                            | 272                     | 212                        | 222                    | 348,7      | 2,54                        | 4,44                            | 91                      | 91                         | 142                    | 286,7      | 2,2                         | 4,39                            | 78                         | 48                     |  |
| Сеянцы, выросшие без лесной почвы . . . . .           | 305,6              | 1,74                               | 3,45                            | 79                      | 72                         | 57                     | 304,8      | 1,88                        | 3,71                            | 29                      | 29                         | 30                     | —          | —                           | —                               | —                          | 24                     |  |

**Таблица 119**

## Влияние лесной почвы на развитие дуба на солонцах Аршань-Зельменя (среднее на растение)

| Вариант                                         | Влажность почвы, % |                                    |                                 |                         |                            |                        |            |                             |                                 |                         |                          |                        |            |                             |                                 |                         |                          |                        |
|-------------------------------------------------|--------------------|------------------------------------|---------------------------------|-------------------------|----------------------------|------------------------|------------|-----------------------------|---------------------------------|-------------------------|--------------------------|------------------------|------------|-----------------------------|---------------------------------|-------------------------|--------------------------|------------------------|
|                                                 | 70                 |                                    |                                 |                         |                            |                        | 60         |                             |                                 |                         |                          |                        | 50         |                             |                                 |                         |                          |                        |
|                                                 | Высота ствола, см  | Диаметр ствола на уровне груди, см | Диаметр у поверхности почвы, см | Число оставшихся дубков | Число растений выше 100 см | Число оставшихся лунки | Высота, см | Диаметр на уровне груди, см | Диаметр у поверхности почвы, см | Число оставшихся дубков | Число дубков выше 100 см | Число оставшихся лунки | Высота, см | Диаметр на уровне груди, см | Диаметр у поверхности почвы, см | Число оставшихся дубков | Число дубков выше 100 см | Число оставшихся лунки |
| Сеянцы, выросшие с добавлением-лесной почвы . . | 259,3              | 1,1                                | 2,44                            | 44                      | 31                         | 15                     | 192,5      | 0,99                        | 2,99                            | 39                      | 24                       | 5                      | 153,5      | 1,11                        | 1,40                            | 26                      | 20                       | 25                     |
| Сеянцы, выросшие без лесной почвы . . . . .     | 207,7              | 1,03                               | 1,7                             | 23                      | 9                          | 15                     | 183,0      | 1,63                        | 3,66                            | 5                       | 4                        | 11                     | 133,7      | 1,26                        | 2,46                            | 13                      | 8                        | 6                      |

достигал 30, а в контроле он равнялся только 16%. На лугово-каштановой почве количество высоких дубков (выше 2 м) в микоризованном участке равнялось 40, в контрольном — 4,3%.

Результаты, полученные по светло-каштановым почвам и солонцам (табл. 118 и 119), показывают преимущество сеянцев, выросших с добавлением лесной почвы при всех трех градациях влажности в почве. При высокой влажности почвы (70%), которая сама по себе значительно стимулировала развитие дубков, высота выросших на солонцах растений была на 0,5 м, а на светло-каштановых почвах даже на 1 м выше, чем в контроле без внесения лесной почвы. Соответственно, лучше развиты были и показатели диаметров стволов. Это преимущество, правда, в меньшей степени, но сохранилось и при 60, а для солонцов и даже при 50% влажности от полной влагоемкости почвы. Процент самых лучших дубков, выросших в этих же условиях, был в два-три раза больше, чем в контроле, а количество оставшихся лунок от посеянных на светло-каштановой почве при внесении лесной почвы в условиях 70% влажности равнялся 65%, при 60%—42% и при 50%—14%, в то время как в контроле оно, соответственно, было 17, 9 и 7,5%, т. е. даже при 50% влажности в почве их было в два раза больше. Благоприятные результаты были получены и от внесения лесной почвы в темноцветные почвы в Джаныбеке.

Приведенных материалов вполне достаточно, чтобы показать положительное действие лесной почвы на развитие сеянцев дуба именно в засушливых условиях. Совершенно другой вопрос об эффективности этого мероприятия в различных почвах. На основании своих данных Бараней (1940), Власов, (1952а, 1955), Пушкинская (1952), Мишустин (1955а) пришли к заключению, что эффект на развитие дубовых сеянцев от внесения лесных почв в черноземы намного меньше, чем от внесения последней в каштановые почвы. В опытах Бараней при внесении лесной почвы в чернозем количество сеянцев с микоризой увеличилось на 12—19, в то время как в темно-каштановых почвах он достигал 45—48%. Основной мотивировкой служило наблюдаемое плохое микоризообразование в этих почвах. Гельцер (1952б) пишет, что, хотя естественное микоризообразование наблюдается в богатых перегноем черноземных и темно-каштановых почвах, в каштановых почвах образующаяся микориза слабо развита и неактивна, а микоризообразование часто задерживается, вследствие чего с наступлением засухи в степи дубки без микоризы страдают.

Результаты обследования девятилетних насаждений дуба лишь раз убеждают, что внесение лесной почвы более эффективно влияет на развитие дуба в каштановых почвах и солонцах, нежели в черноземах.

Однако внесение лесной почвы в некоторые черноземы, расположенные в зоне сухих степей, тоже является полезным



мероприятием (рис. 73). Значительный эффект оказало внесение лесной почвы в иловато-глинистую (Соботка, 1955а, 1957) и даже обычную серую лесную почвы (Пушкинская, 1952). Кальметьев (1956) считает, что независимо от типа почв лесную

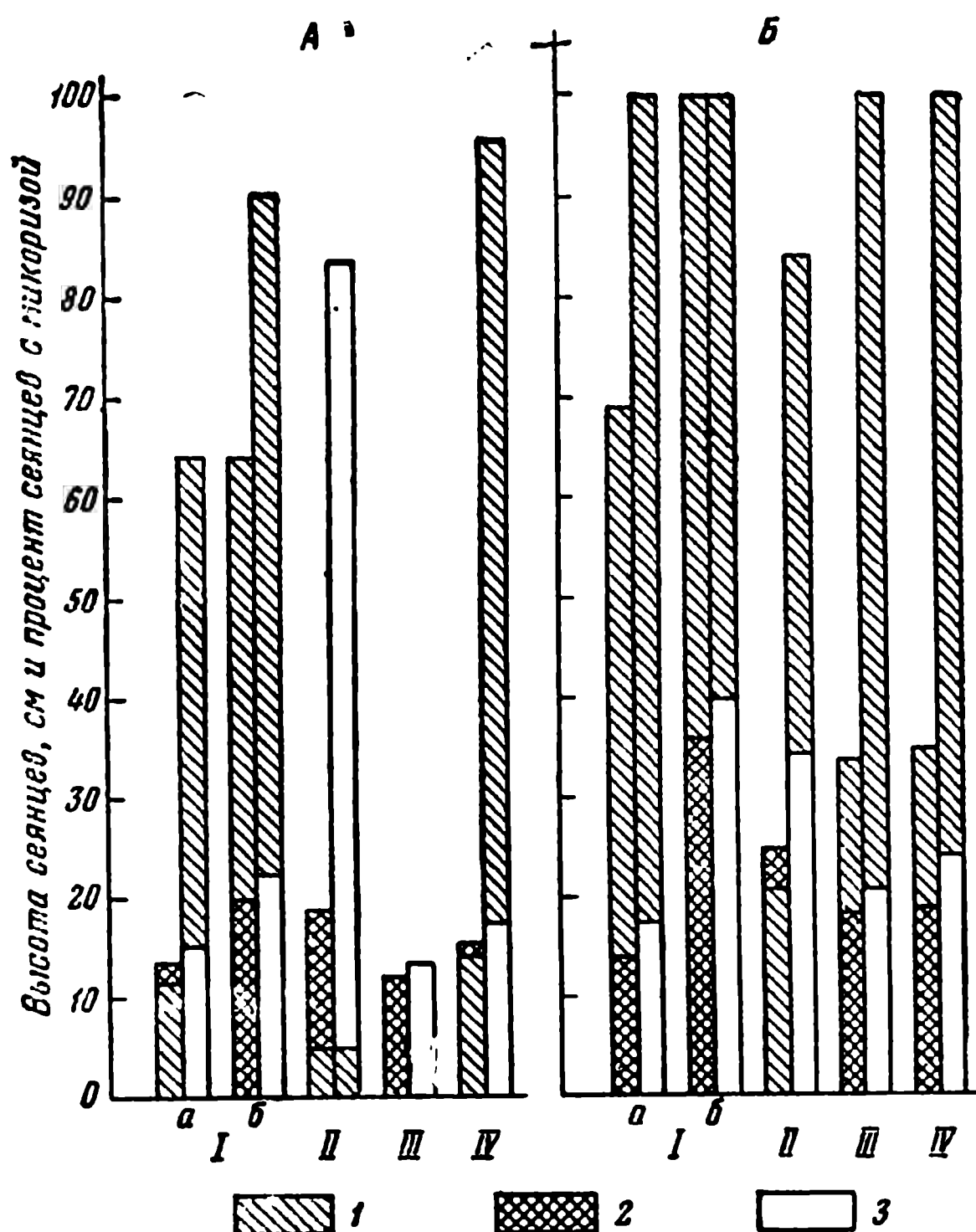


Рис. 73. Действие лесной почвы на развитие однолетних и двух-летних сеянцев дуба при наличии микоризы на контрольных сеянцах

А — однолетние; Б — двухлетние; I — чернозем (а — Деркуль; б — Каменная степь); II — лугово-каштановая; III — темноцветная; IV — светло-каштановая; 1 — процент сеянцев с микоризой, 2 — контроль, высота сеянцев, см; 3 — внесена лесная почва, высота сеянцев, см

почву обязательно следует вносить в почвы, использованные в течение многих лет под сельскохозяйственные культуры, а Эгли-те и для выращивания сосны в питомниках, заложенных на сельскохозяйственных почвах. Уайльд писал, что растения на черно-земных степных почвах и почвах болотного происхождения плохо развиваются при отсутствии микоризы.

Рассмотрев в этой главе факторы, способствующие разви-

тию сеянцев древесных пород, мы приходим к выводу, что на настоящем этапе наших знаний применение лесной почвы — более рациональное и полезное мероприятие.

Преимущество же лесной почвы заключается в том, что грибы-микоризообразователи представлены там хорошо развитым мицелием, присутствующим в почве и микоризных окончаниях, и, возможно, хламидоспорами. С лесной почвой вносится и комплекс микроорганизмов, свойственных лесу, которые оказывают в большинстве случаев также благоприятное действие на развитие самих сеянцев и способствуют образованию микоризы у последних. Флористические грибные обследования лесов позволяют использовать почву в местах, где произрастают наиболее активные микоризообразователи. Неоднородность почвы можно ликвидировать применением почвы из специальных питомников. Внесенные с лесной почвой микоризообразующие грибы легче приживутся в несвойственной им обстановке. Перед применением чистых культур микоризообразующих грибов в производственных масштабах необходимо провести еще огромную исследовательскую работу и в первую очередь выяснить приживаемость микоризообразующих грибов в почвенных условиях. В степных районах, где привычная для грибов экологическая обстановка леса отсутствует, будут особенно суровы и условия их приживаемости. Широко проведенная активация микоризообразующих грибов, присутствующих в почве, посредством внесения суперфосфата показала худшие результаты по сравнению с лесной почвой. В большинстве случаев и микроорганизмы не оказывали такого действия, как лесная почва.

В заключение напомним, что основная задача нашей работы — помочь выращиванию хороших постоянных лесных массивов, крепких и выносливых саженцев и сеянцев. Выявив полезную роль микоризообразующих грибов в питании и развитии древесных растений (сосны и дуба), мы хотим также указать, что микоризообразующие грибы являются только одним из факторов, способствующих произрастанию и приживаемости древесных пород. Одно присутствие микоризы на корнях деревьев еще не определяет успешного развития древесных пород. Для этого необходимо сочетание и других условий, благоприятствующих развитию любых растений (влажность, температура, наличие питательных веществ и пр.), поэтому фетишизировать микоризу и основываться при разведении леса только на внесении микоризообразующих грибов ни в коем случае не следует. При применении тех или иных мероприятий, способствующих образованию микоризы (внесение лесной почвы, удобрений, обработка почвы), необходимо всегда учитывать состояние почв и особенно содержание в ней легкодоступных питательных соединений в местах лесопосадок, а в случае посадки саженцами и почвенные условия питомников.

Основным условием для приживаемости сеянцев хвойных (ель, сосна, лиственница) в местах облесения является наличие микориз на их корнях [Бьörкман, 1943, 1956; Адамович, 1935, Линнеманн и Мейер (Linnemann u. Meyer, 1958)]. Посадка саженцев дуба, не имеющих микориз, приводила к гибели последних (Частухин, 1952б). Согласно Аддомсу (Addoms, 1937); Хэчу (1937), Митчеллу и др. (1937), в лесные почвы, богатые микоризообразующими грибами, можно пересаживать немикоризные сеянцы, выращенные в сильноудобренной почве, которые с самого начала будут представлять собой хорошо развитые экземпляры. Однако такие немикоризные, сильноразвитые сеянцы не рекомендуется сажать в почвы, где микоризообразующие грибы отсутствуют, или в почвы, бедные питательными веществами (Линнеманн и Мейер, 1958). По их данным, сеянцы, выращенные в почве, богатой легкоусвояемыми питательными веществами (NPK), не имеют микориз на корнях и при пересадке в песчаные почвы, бедные фосфором, в первый год жизни гибнут. Сеянцы, воспитанные в почве, бедной минеральными веществами, почти всегда несут на своих корнях хорошо развитую микоризу, которая помогает приживаться им на новом месте и способствует их хорошему развитию. Такие сеянцы имеют здоровый вид, прирост и темно-зеленую хвою. Бьörкман (1956), Хэгкайло (1958) рекомендуют пересадку в неудобренную почву производить сеянцами, выращенными только в почве, слабо или умеренно удобренной, так как в этом случае последние будут снабжены микоризными окончаниями. Такие сеянцы при пересадке обгонят в росте хорошо развитые, но слабомикоризные растения.

Естественно, что для развития микоризы на корнях деревьев необходима и хорошо развитая корневая система, несущая на своей поверхности достаточное количество сосущих корешков, превращающихся впоследствии в микоризы. Однако микоризообразующие грибы и сама образовавшаяся микориза будут способствовать в дальнейшем увеличению корневой поверхности. Кроме того, в силу своей способности жадно поглощать ионы фосфора, калия, натрия и других щелочных металлов, особенно в условиях их недостаточности, микоризы способствуют и лучшему снабжению ими древесных пород, поэтому нет ничего удивительного, что такие растения будут более крепкими и сильными.

Далеко не последнюю роль, по-видимому, играет и микробиологический фактор. Во всяком случае, в зависимости от его специфики и экологических условий микроорганизмы могут оказывать благоприятное или угнетающее действие и на специфику самого симбиоза. Кроме того, нельзя забывать, что не все сосущие корешки превращаются в микоризы и часть корней функционирует через корневые волоски, которые находятся в среде почва + микроорганизмы.

## ВЫВОДЫ

1. Древесные растения, как правило, микотрофны. Изучение взаимоотношений между грибами и высшими симбионтами требует наличия стерильно выращенных растений и чистых культур микоризообразующих грибов, вследствие чего, метод стерильных культур имеет большое значение для решения проблемы питания микотрофных растений. Применение его позволяет определить, является ли данный гриб микоризообразователем, и выяснить основные черты обмена, существующие между обоими симбионтами. В этом случае очень важен подбор субстрата, благоприятствующего развитию обоих симбионтов и образованию микоризы. Хорошим субстратом является вермикулит со средой Мелина, содержащей тиамин. Этим методом было определено, что грибы *Rhizoglyphus nigricans* и *Boletus edulis* являются симбионтами сосны *Pinus silvestris*.

Для получения асептических сеянцев хорошим стерилизующим средством является хлорная известь. Применение соответствующих растворов хлорной извести также ускоряет прорастание, увеличивает процент проросших семян и улучшает первоначальное развитие взошедших сеянцев.

Чистые культуры микоризообразующих грибов могут быть получены различными путями.

Способ выращивания микоризообразующих грибов из спорофоров наиболее прост и доступен. Выделение лучше производить только из молодых и нераскрывшихся плодовых тел, когда гифы грибов находятся в стадии активного роста. Очень важно иметь сухие и незараженные спорофоры. Посевной материал рекомендуется помещать на твердые питательные среды обязательно с влажной поверхностью и содержать во влажных условиях. После появления мицелия из инокулюма большое значение приобретает состав питательных сред. При дальнейшем культивировании и пересеве выделенных грибов во многих случаях не следует базироваться на стандартные среды, так как способность к утилизации различных питательных веществ у микоризообразующих грибов неодинакова.

2. Микоризообразование у древесных растений зависит от ряда факторов — минеральных веществ, интенсивности света, кислотности, микроэлементов, влажности и пр. Изучение условий образования микориз в стерильных культурах и вегетационных опытах показало, что основная роль принадлежит соотношению в среде легкодоступных для растения соединений азота и фосфора и интенсивности света. В среде, бедной азотом и фосфором, микориза развивается слабо или совсем не образуется. Чрезмерные дозы азота и фосфора также не способствуют микоризообразованию. Интенсивность освещения значительно способствует микоризообразованию, особенно при недостатке фосфорного питания. Сопоставление эффективности действия микроэлементов показало, что из них наиболее необходим марганец, который усиливает микоризообразование. Влияет также кислотность среды — микоризообразование протекает лучше при pH 5,4.

3. Взаимоотношения между грибами-микоризообразователями и древесными растениями имеют симбиотический характер. После образования микоризы полезная роль микоризообразующих грибов заключается в основном в снабжении древесных растений элементами минерального питания и витаминами.

Присутствие микоризы, ее строение и интенсивность развития на корнях сеянцев сосны и дуба влияет на физиологические функции растений. У однолетних и двухлетних микоризных сеянцев наблюдается тенденция к повышению транспирации и усиливается функциональная активность корневых систем за счет увеличения рабочей поглощающей корневой поверхности. Кроме того, повышается количество хлорофилла в листьях, сухой вес растения и общая адсорбирующая поверхность корней. Сеянцам, микоризы которых имеют более толстый грибной чехол с отходящими от него гифами и не глубоко проникающую в ткань корня сеть Гартига, присущи более активная поглощающая поверхность, повышенное содержание хлорофилла в листьях и больший сухой вес. Несомненно, что и возраст микориз играет определенное значение. Старые микоризы менее деятельны, чем вновь образовавшиеся. Увеличение адсорбирующей поверхности корня связано с метаболическими процессами, так как при этом увеличивается рабочая поглощающая поверхность корней, которая в свою очередь влечет усиленное поглощение питательных веществ, в частности, фосфора, содержание которого повышается у растений с микоризами не только в корневой системе, но и в листьях. По литературным данным микоризные грибы снабжают сеянцы также N, K и Ca. Скорость поглощения зависит от температуры, кислорода и содержания их в среде.

4. Микоризообразующие грибы из рода *Boletus* и *Amanita* синтезируют и выделяют в окружающую среду витамины группы B (пантотеновую и никотиновую кислоты и биотин), и гетеро-

трофны в той или иной степени только к тиамину и составляющим его компонентам. Пантотеновая кислота, никотиновая кислота и биотин стимулируют прорастание семян сосны и увеличивают развитие поглощающей поверхности корневой системы. Аналогичное действие оказывают и продукты метаболизма микоризообразующих грибов (фильтраты культуральных жидкостей). Присутствие биотина в фильтратах большинства исследуемых грибов и благоприятное действие, оказываемое ими на развитие сосны, позволяет предполагать, что он является одним из основных витаминов, которым гриб снабжает растение-хозяина.

Помимо витаминов, микоризообразующие грибы выделяют ростовые вещества производные индола, вызывающие усиленное ветвление сосущих корешков.

5. Роль микоризообразующих грибов не ограничивается снабжением легкодоступными для растений элементами минерального питания и витаминами. В некоторых случаях они помогают растению использовать труднорастворимые минеральные и сложные органические вещества. Микоризообразующие грибы способны, например, усваивать труднодоступные для растений фосфаты — апатит и трикальций фосфат. Способность к утилизации этих соединений у различных грибов-микоризообразователей неодинакова. Однако эта функция присуща не только микоризообразующим грибам, но и некоторым обычным почвенным.

Важным свойством микориз является повышенная выносливость микоризообразующих грибов к высоким осмотическим давлениям и засоленности среды. Возможно, это позволяет растениям, имеющим микоризы, лучше развиваться при недостатке влаги и физиологической сухости почвы.

6. На основании литературных данных микоризообразующие грибы могут получать от растения-симбионта углеводы, витамины и аминокислоты. В настоящее время можно считать доказанным снабжение грибных партнеров только простыми углеводами, по всей вероятности глюкозой. Благодаря способности синтезировать витамины грибы-микоризообразователи не нуждаются в получении их от растений.

7. Грибы-микоризообразователи древесных пород присутствуют практически во всех почвах Советского Союза. Микоризообразование наблюдалось в местах, далеко отстоящих от леса, и даже там, где лес не произрастал в течение длительного времени.

Процесс естественного микоризообразования наиболее успешно происходит в подзолистых почвах северной зоны. В почвах более южной зоны микоризообразование протекает слабее. Резкое снижение микоризообразования отмечается в почвах каштанового типа, особенно светло-каштановых почвах и солонцах. В целинных и залежных почвах процесс микоризообразования происходит активнее, нежели в окультуренных, пахотных почвах.



Естественное микоризообразование и развитие сеянцев возможно стимулировать внесением фосфора (суперфосфата) и соответствующими агромелиоративными приемами. В большинстве случаев эти мероприятия менее эффективны, чем внесение лесной почвы.

Микориза образуется, по-видимому, грибами, способными развиваться в отсутствие соответственных им симбионтов, или грибами, имеющими широкий круг хозяев. Этими грибами могут быть *Scleroderma verrucosum*, *Boletus bovinus*, *Boletus subtomentosus*, *Cenococcum graniforme* и *Lactarius deliciosus*.

8. Ввиду того что в ряде почв, особенно южной зоны, естественное микоризообразование происходит не столь интенсивно, применяется искусственное заражение лесопосадок. Для этой цели были использованы чистые культуры микоризообразующих грибов и почва, взятая из лесных насаждений.

Внесение чистых культур микоризообразующих грибов при посадке древесных пород в большинстве случаев способствовало микоризообразованию, приживаемости и развитию однолетних и двухлетних сеянцев. Активность различных культур микоризообразующих грибов неодинакова. Один и тот же вид гриба в зависимости от климатических условий может оказать различное воздействие на развитие сеянцев.

Благоприятное действие чистых культур сказывается не только в первые годы их использования, но наблюдается в течение ряда лет. Так в опытах, продолжавшихся 9 лет, эффект от их применения наблюдался до конца эксперимента. Наиболее перспективными культурами для сосны можно считать *Boletus luteus*, *Boletus bovinus*, *Scleroderma verrucosum* и *Cenococcum graniforme*.

При использовании микоризообразующих грибов целесообразнее выращивать их на природных субстратах. Перспективным способом можно считать внесение чистых культур грибов, выращенных на низинных торфах (гипновый, древесный, осоковый) с добавлением глюкозы и тиамина, в которых грибы хорошо развиваются и при хранении их в течение почти двух лет остаются жизнеспособными.

9. Чистые культуры микоризообразующих грибов недостаточно широко испытаны для применения их в практике лесоводства, поэтому использование лесной почвы при существующих в настоящее время возможностях — самый реальный путь внесения микоризообразующих грибов. Применение лесной почвы способствует приживаемости и развитию сеянцев древесных пород.

Наблюдение посадок лесополос в засушливых условиях степей и полупустынь в течение девяти лет показало, что ее внесение значительно увеличило приживаемость сеянцев в каштановых почвах и солонцах. В частности, в каштановых почвах отпад сеянца уменьшился от двух до шести раз. Наиболее эффективное действие наблюдается в каштановых почвах, но и в чернозе-



мах во многих случаях применение лесной почвы оказывает положительное действие, повышая высоту и полноту деревьев лесных насаждений.

Заготовка лесной почвы возможна с осени, так как грибы-микоризообразователи остаются в ней в активном состоянии. Установлены дозы лесной почвы, которые целесообразно применять для посевов в ряде зон Советского Союза, причем для черноземов целесообразнее вносить около 30, а для каштановых почв 50 г на лунку. Хорошее микоризообразование обеспечивается посевом желудей на расстоянии 20—25 см между рядами.

Эффект лесной почвы определяется не только микоризообразующими грибами, но и рядом сапрофитных микроорганизмов, свойственных лесным почвам и рифосфере древесных растений. В некоторых случаях действие лесной почвы можно усилить внесением суперфосфата и соответствующих микроорганизмов среди которых хорошее действие оказывает азотобактер.

## ЛИТЕРАТУРА

- Адамович Д. А. 1935. Влияние микоризы на рост сосновых культур.— Лесное хозяйство и лесозащита, № 5.
- Адо Ю. В. 1954. Микоризообразователи древесных пород.— Труды Арханг. лесозащитн. ин-та, № 14.
- Адо Ю. В. 1955. О жизнеспособности микориз и мицелия грибов-микоризообразователей на концентрированных вырубках.— Труды Арханг. лесозащитн. ин-та, № 16.
- Алесковский М. В. 1954. Микоризация посевов дуба.— Микробиология т. 23, вып. 3.
- Аникеев В. В., Обухова Г. А., Сказкин Ф. Д., Чижевская З. А. 1951. Летние практические занятия по физиологии растений. Л., Изд-во Мин-ва РСФСР.
- Архипов В. Д. 1951. О протравливании желудей.— Лесное хозяйство, № 1.
- Архипова В. Д. 1958. Развитие микоризы на корнях сеянцев, выросших из желудей, протравленных фунгицидами.— Бот. журн., т. 15, № 4.
- Ахремович М. Б. 1950. Микориза хвойных древесных растений. Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Лесотехн. академия им. С. М. Кирова. Л.
- Ахромейко А. И. 1949а. Как обеспечить лесопосадки микоризой.— Соц. земледелие, № 68.
- Ахромейко А. И. 1949б. Применение удобрений в лесных питомниках и лесных культурах.— Лесное хозяйство, № 8.
- Бараней А. В. 1939. Влияние микоризы на рост и состояние дуба.— Лесное хозяйство, № 6.
- Бараней А. В. 1940. Опыт внесения микоризных грибов в почву.— Лесное хозяйство, № 10.
- Басов Г. Ф. 1949. Гидрологическая роль лесных полос Каменной степи.— Агробиология, № 1.
- Беседин Г. 1949. Микориза и ее значение.— Сов. хоз. газета, № 37 от 26.III.
- Билай В. И. 1946. Ростовые вещества грибов.— Успехи совр. биологии, т. 21, вып. 2.
- Большакова В. С. 1961. Опыты по микоризации дуба на Ергенях. Почвенно-мелиоративные и экологические условия Ергеней и северо-западной части Прикаспийской низменности. Изд-во АН СССР.
- Борисова Н. А. 1956. Микотрофность древесных и кустарниковых пород Урдинских песков.— Ботаника, № 6.
- Бояркин А. Н. 1947. Новый метод количественного определения активности ростовых веществ.— Докл. АН СССР, т. 57, № 2.
- Бояркин А. Н. 1948. Новый метод количественного определения ростовых веществ.— Докл. АН СССР, т. 59, № 9.
- Бурнацкий Д. П. и Сучалкина М. И. 1949. Водный режим почв Каменной степи.— Агробиология, № 1.
- Вавуло Ф. П. 1954. Влияние местных штаммов микроорганизмов на повы-

- шение урожайности с/х культур и увеличение прироста древесных пород.— Труды Ин-та мелиорации водного и болотного хозяйства Белорусской ССР, т. 4.
- Вавуло Ф. П. и Якушевич К. П. 1953. Местные штаммы азобактера и триходермы и их влияние на урожай с/х культур.— Изв. АН БССР, № 4.
- Вавуло Ф. П. и Пономарева А. В. 1955. Итоги работ по бактеризации семян и сеянцев древесных пород.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Вакин А. Т. и Гусева А. Н. 1951. Итоги совещания по микоризации древесных растений.— Вестник АН СССР, № 4. М.
- Валикова В. Ф. 1955. Опыт культуры древесных пород на торфяных и заболоченных почвах.— Труды Ин-та леса АН СССР, т. XXXI.
- Ванин С. И. 1949а. Микориза и ее значение для степного лесоразведения.— Природа, № 8.
- Ванин С. И. 1949б. Микориза и ее значение для степного лесоразведения.— Труды Лесотехн. академии им. С. М. Кирова, № 66.
- Ванин С. И. и Ахремovich М. Б. 1950. Некоторые новые данные о микоризе.— Труды Лесотехн. академии им. С. М. Кирова, № 69.
- Ванин С. И. и Ахремovich М. Б. 1952. Методы исследования микоризных сеянцев и микоризных грибов в почве.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Ванин С. И. и Власов А. А. 1952. Изучение микориз древесных пород в СССР в связи с задачами степного лесоразведения (1948—1950).— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Васильев А. 1902. Микориза на корнях древесных лесных пород. Лесо-промышл. вестник, № 29.
- Васильков Б. П. 1953. Изучение шляпочных грибов в СССР. Изд-во АН СССР.
- Васильков Б. П. 1955. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. Изд-во АН СССР.
- Веденяпина Н. С. 1955а. Влияние азотобактера на рост сеянцев дуба.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Веденяпина Н. С. 1955б. Влияние азотобактера на рост дуба и микоризообразование. Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук, МГУ им. М. В. Ломоносова, М.
- Веденяпина Н. С. 1957. О характере взаимоотношений микоризного гриба и азотобактера в ризосфере дуба.— Докл. научной конференции Волгоградского с.-х. ин-та, т. 2.
- Вет Е. И. 1952. Посев дуба желудями протравленными препаратами АБ и гранозаном.— Лесное хозяйство, № 4.
- Вехов Н. К. 1949. Преобразующее влияние насаждений древесных пород на почву в лесостепи.— Лес и степь, № 1.
- Вильямс В. Р. 1947. Почвоведение. М., Сельхозгиз.
- Власов А. А. 1952а. Микориза сеянцев дуба и ее развитие в условиях степи.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Власов А. А. 1952б. Методика учета микоризности сеянцев.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Власов А. А. 1955. Значение микориз древесных пород и приемов по их стимулированию.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Власов А. А. 1956. Обеспечение микоризности сеянцев дуба и сосны в степи.— Сборник работ по лесному хозяйству ВНИИЛХ, вып. 32. Л.
- Возняковская Ю. М. 1952. Опыт выращивания и испытания чистых культур микоризных грибов.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.

- Возняковская Ю. М. 1953. Количественное определение микоризных грибов в почвах.— Труды Ин-та с.-х. микробиологии ВАСХНИЛ, т. XIII.
- Возняковская Ю. М. 1954. Проблема микоризы и ее практическое значение.— Микробиология, т. 23, вып. 2.
- Возняковская Ю. М. и Рыжкова А. С. 1955. Микрофлора, сопутствующая микоризам.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Возняковская Ю. М. и Рыжкова А. С. 1956. Методика массового размножения микоризных грибов.— Бюлл. научно-техн. информ. по с.-х. микробиологии, № 1.
- Возняковская Ю. М. и Рыжкова А. С. 1958. Массовое размножение микоризных грибов в лабораторных условиях.— Труды Всесоюзн. научно-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, т. 15.
- Волков Ф. И. и Рожнов С. И. 1949. О наиболее эффективном использовании лесных семян.— Лес и степь, № 3.
- Высоцкий Г. Н. 1901. Лесные культуры из Мариупольского лесничества.— Труды опытных лесничеств.
- Высоцкий Г. Н. 1902. Микориза дубовых и сосновых сеянцев.— Лесопромышл. вестник, № 29.
- Высоцкий Г. Н. 1909. Еще о данных анализа грунтов Велико-Анадольского лесничества.— Лесное хозяйство, вып. 4, 5.
- Высоцкий Г. Н. 1912. К вопросу о причинах усыхания лесных насаждений на степном черноземе.— Труды по лесному опытному делу в России, вып. 40. СПб.
- Высоцкий Г. Н. 1929. Напоминание степным лесоводам о микоризе.— Лесное хозяйство, № 10/11.
- Гельцер Ф. Ю. 1949. Микотрофное питание древесных пород в степи.— Лес и степь, № 9.
- Гельцер Ф. Ю. 1951а. Приемы обработки желудей микоризным грибом и источники его получения.— Сов. агрономия, № 11.
- Гельцер Ф. Ю. 1951б. Микоризные питомники.— Соц. земледелие от 28.III.
- Гельцер Ф. Ю. 1952а. Приемы обработки желудей микоризным грибом и источники его получения.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, в. 2.
- Гельцер Ф. Ю. 1952б. Значение активной микоризы в питании дуба.— Лес и степь, № 11.
- Гельцер Ф. Ю. 1955. Современное состояние вопроса о микоризации древесных пород.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Гельцер Ф. Ю. и Воронкова Б. А. 1953. К вопросу необходимости обработки желудей микоризными грибами.— Труды Всесоюзн. научно-исслед. ин-та с.-х. микробиологии, т. 13.
- Гендина С. Б. 1956. Эффективность обработки семян сосны чистой культурой микоризного гриба масляника.— Биол. научно-техн. информ. по с.-х. микробиологии, № 2.
- Гендина С. Б. 1957. Значение микоризации семян для роста сеянцев сосны.— Лесное хозяйство, № 12.
- Гендина С. Б. 1960а. Лиофильный метод высушивания микоризообразующих грибов.— Труды Всесоюзн. н. исслед. ин-та с.-х. микробиологии, т. 16.
- Гендина С. Б. 1960б. Микориза ускоряет рост сосны.— Лесное хозяйство, № 12.
- Гинзбург И. Н. и Рукавишникова П. А. 1951. Минералы древесной коры выветривания. Изд-во АН СССР.
- Гнутенко М. П. 1954. Влияние некоторых удобрений и азотобактера на приживаемость чистых культур микоризных грибов на корнях сеянцев дуба.— Научный ежегодник Саратовск. ун-та. Саратов.
- Гнутенко М. П. и Панкова Л. А. 1955. Культуры грибов, образующих микоризу на корнях дуба, и влияние их на развитие сеянцев.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.

- Гойман Э. 1954. Инфекционные болезни. М., ИЛ.
- Горбунова Н. П. 1952. К методике микроскопического исследования микоризы древесных пород.— Микробиология, т. 21, вып. 5.
- Горбунова Н. П. 1955. Анатомическое строение микориз растений.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Горбунова Н. П. 1956. О взаимоотношениях гриба и высшего растения в микоризах.— Успехи совр. биол., т. XII, вып. 2(5).
- Грудзинская И. А. 1955. Материалы к микотрофии древесных пород в степных условиях.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Гусеннов Д. М., Едичарова Н. Н., Касимова Г. С. 1955. Стимулирующее действие органического вещества нефтяного происхождения на рост и развитие растений и на микроорганизмы.— Журн. Азерб. соц. с.-х., № 12.
- Данник С. И. 1949. Опыт гнездового посева леса в степной Украине.— Лес и степь, № 4.
- Джонс Е. У. 1949. Проблемы питания растений.— Британский союзник, № 13.
- Докучаев В. В. 1892. Наши степи прежде и теперь. СПб.
- Доминик Т. И., Неспьяк А. 1953. Исследование микотрофности растительных сообществ сосновых лесов, образованных *Pinus mughus*. Acta Soc. bot. Polon., т. 22, № 4.
- Дунины М. С. и Попова Н. П. 1956. Капельный метод анализа вирусов в растениеводстве. М., Сельхозгиз.
- Еленкин А. А. 1906. Симбиоз как идея подвижного равновесия сожительства организмов.— Труды СПб. об-ва естествоиспытателей, т. 37, вып. 1.
- Еленкин А. А. 1907. Явление симбиоза с точки зрения подвижного равновесия сожительства организмов.— Болезни растений, т. 1, № 1, 2.
- Еленкин А. А. 1908. Микориза и аналогичные проявления симбиоза между грибами и корнями высших растений.— Болезни растений, т. 1, № 3, 4.
- Еленкин А. А. 1926. Закон подвижного равновесия в сожительстве и сообществах растений.— Изв. Главного бот. сада РСФСР, т. XX, вып. 2.
- Заборовский Е. П. 1952. Методика проращивания желудей.— Лесное хозяйство, № 1(40).
- Зерова М. Я. 1951a. *Scleroderma verrucosum* (Vaill.) Pers.— один из микоризных грибов древесных пород в условиях степи Укр. ССР.— Бот. журн., т. 7, № 4.
- Зерова М. Я. 1951b. Микоризные грибы некоторых древесных пород Киевского заповедника.— Ученые записки Киев. ун-та им. Шевченко, т. IX, вып. V.
- Зерова М. Я. 1953. Нові для Української РСР види мікорізних грибів *Lactarius insulsus* Fr. та *Tricholoma imbricatum* (Fr.) Quell.— Бот. журн., № 3.
- Зерова М. Я. 1954. Распространение в Украинской ССР микоризного гриба *Scleroderma verrucosum* и некоторых других видов гастеромицетов.— Бот. журн., т. 11, № 2.
- Зерова М. Я. 1955. Микоризообразование у древесных пород в условиях Укр. ССР.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Зерова М. Я. 1956. *Inocybe scrolina* Peck.— микоризный симбионт шелюги (*Salix acutifolia* Willd).— Бот. журн., т. 13, № 4.
- Зерова М. Я. и Воробьев Д. В. 1950. Эктотрофная микориза на древесных и кустарниковых породах в условиях степи Укр. ССР.— Бот. журн., т. 7, № 1.
- Зерова М. Я. и Воробьев Д. В. 1952a. Микоризы и проблема лесоразведения в степи Украинской ССР.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.

- Зерова М. Я. и Воробьев Д. В. 19526. Экотрофная микориза дуба и других кустарниковых пород в условиях степи УССР.— Полезащитное и противоэрозионное степное лесоразведение. Киев.
- Зерова М. Я. и Ефимова Н. И. 1953. Вплив мікоризних грибів, виявлених уступовій діброві на розвиток сіянців дуба в умовах вегетаційного дослідю.— Бот. журн., т. 10, № 2.
- Иванов Л. А. 1953. О сосущем аппарате корня древесных пород Советского Союза.— Докл. АН СССР, т. ХСІІІ, № 4.
- Иванова Р. Н. 1958. К вопросу о микоризе дуба сибирского.— Изв. Биол.-географ. научно-исслед. ин-та при Иркутск. гос. ун-те им. А. А. Жданова, т. ХVІІ, вып. 1—4. Иркутск.
- Исакова А. А. и Андреев И. А. 1933. К вопросу о выделении азотистых веществ корнями бобовых (люпин) и превращении их при наличии бактерий.— Докл. АН СССР, т. 18, № 2.
- Кабанов П. Г. 1950. Разработка способов выращивания полезащитных и приовражных лесонасаждений в засушливых районах.— Краткий отчет о научно-исслед. работе за 1949 г. ин-та зернового хозяйства юго-востока СССР. Саратов.
- Кальметьев Х. О. 1956. О микоризации семян хвойных пород при посеве.— Сельское хозяйство Башкирии, № 4.
- Каменский Ф. М. 1883. Материалы для морфологии и биологии *Monotropa hypopitys* и некоторых других сапрофитов.— Записки Новороссийск. об-ва естествоиспытателей, т. VІІІ, вып. ІІ. Одесса.
- Каменский Ф. М. 1886. О симбиотическом соединении мицелия грибов с корнями высших растений.— Труды СПб. об-ва естествоиспытателей, т. ХVІІ, вып. 1.
- Каменский Ф. М. 1891. О явлениях симбиоза в растительном царстве. Одесса.
- Келлер Б. А. 1948. Основы эволюции растений. Изд-во АН СССР.
- Келли А. 1952. Микотрофия у растений. М., ИЛ.
- Клюшник П. И. 1951. О микоризе дуба.— Лесное хозяйство, № 4.
- Клюшник П. И. 1952. О грибах, образующих микоризу дуба.— Лесное хозяйство, № 8.
- Колесников Г. В. 1953. Биологические особенности роста корней яблони в связи с ростом надземной части. Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. с.-х. наук. Всесоюзн. с.-х. академия им. К. А. Тимирязева. М.
- Колосов И. И. 1939. Способ определения поглощающей поверхности корней.— Сов. агрономия, № 12.
- Костычев П. А. 1951а. Состав органических веществ почвы (перегноя) в связи с вопросом о полезности микориз (1890).— Избр. труды Изд-во АН СССР.
- Костычев П. А. 1951б. О борьбе с засухами в черноземной области посредством обработки полей и накопления на них снега. (1893а).— Избр. труды Изд-во АН СССР.
- Костычев П. А. 1951в. О причинах особенно сильного действия засухи на чернозем (1893б).— Избр. труды Изд-во АН СССР.
- Крангауз Р. А. 1955. Испытание чистых культур грибов — предположительных микоризообразователей дуба и сосны в вегетационных опытах.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Красильников Н. А. 1940а. О влиянии микроорганизмов на рост растений.— Микробиология, т. ІХ, вып. 4.
- Красильников Н. А. 1940б. Микрофлора ризосферы и ее влияние на рост и урожай растений.— Химизация соц. земледелия, № 9.
- Красильников Н. А. 1945. Микробиологические основы бактериальных удобрений. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Красильников Н. А. 1952. Роль микроорганизмов в дополнительном питании растений.— Успехи совр. биол., т. ХХХІІІ, вып. 3.
- Красильников Н. А. 1955. Взаимоотношения почвенных микроорганиз-

- мов с высшими растениями.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Красовская И. В. 1952а. Разработка приемов заражения корневой системы дуба микоризой в засушливых условиях Саратовской обл.— Ученые записки Саратовск. гос. ун-та, т. 29. Биология почв.
- Красовская И. В. 1952б. Разработка приемов заражения сеянцев дуба микоризными грибами в засушливых условиях.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, в. 2.
- Красовская И. В. и Смирнова И. Д. 1950. Использование микоризы при посевах желудей дуба в засушливых условиях Саратовской обл.— Лес и степь, № 2.
- Красовская И. В. и Терешкина А. Д. 1951. Применение дубравной почвы осенней заготовки.— Лес и степь, № 6.
- Крисс А. Е., Коренько А. И., Мигулина В. М. 1940. Клубеньковые бактерии в Арктике.— Микробиология, т. 10, вып. 1.
- Криштофович А. Н. 1941. Палеоботаника. Л., Госгеолыздат.
- Кузнецов С. Е. 1950а. Посев желудей дуба гнездовым способом в Крымской степи.— Лес и степь, № 4.
- Кузнецов С. Е. 1950б. Опыт выращивания сосны Крымской в степи.— Лес и степь, № 6.
- Купревич В. Ф. 1952. О физиологической роли микоризы.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Курсанов Л. И. 1940. Микология, изд. 2. М., Госучпедгиз.
- Кушниренко С. В. 1960. О морфологическом разнообразии корневых мочек дуба. Сообщ. Моск. отд. всесоюзн. бот. об-ва, вып. 1.
- Лабунский И. М. 1949. Лес — могучее средство переделки природы степей.— Агробнология, № 1.
- Лисенков А. Ф. 1955. Развитие микоризных и безмикоризных двухлетних дубков на полезащитных полосах в сухой степи.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Лисин С. С. 1949. Выращивание сеянцев сосны обыкновенной и лиственницы сибирской с внесением микоризы в почву.— Лес и степь, № 3.
- Лобанов Н. В. 1947. Микориза лесных растений. Брянск. лесохоз. ин-т, сб. 1.
- Лобанов Н. В. 1949а. Формирование экотрофных микориз на корнях деревьев в течение вегетационного периода.— Докл. АН СССР, т. 64, № 4.
- Лобанов Н. В. 1949б. Микотрофный тип питания лесных деревьев.— Лесное хозяйство, № 1.
- Лобанов Н. В. 1949в. Микоризы и степное лесоразведение.— Лес и степь, № 2.
- Лобанов Н. В. 1951а. Микотрофность главных древесных и кустарниковых пород в условиях Европейской части СССР.— Агробнология, № 4.
- Лобанов Н. В. 1951б. Распространенность микориз главных древесных и кустарниковых пород и степное лесоразведение.— Труды Брянск. лесхоз. ин-та, т. 5.
- Лобанов Н. В. 1951в. Микотрофность древесных растений. Дисс. на соискание доктора биол. наук. МГУ им. М. В. Ломоносова. М.
- Лобанов Н. В. 1952а. Внесение микоризной земли под посевы дуба в степи.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Лобанов Н. В. 1952б. Микотрофность древесных растений. Автореф. дисс. на соискание степени доктора биол. наук. МГУ им. М. В. Ломоносова. М.
- Лобанов Н. В. 1952в. Микотрофность главных древесных и кустарниковых пород в условиях Европейской части СССР.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Лобанов Н. В. 1953. Микотрофность древесных растений. М., «Сов. наука».



- Лобанов Н. В. 1955. Экто-эндотрофная микориза как орган поглощения веществ растением.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Лобанов Н. В. 1960. Новое в использовании микотрофности древесных растений при лесовыращивании.— Вестник с.-х. науки, № 4.
- Лысенко Т. Д. 1949а. Опытные посевы лесных полос гнездовым способом.— Сов. агрономия, № 3.
- Лысенко Т. Д. 1949б. Опытные посевы лесных полос гнездовым способом.— Агробиология, № 1.
- Маслова М. И. 1959. Некоторые вопросы роста и развития дубков 4—5-летнего возраста в условиях светло-каштановых почв Волгоградской области.— Ученые записки Волгоградского гос. пед. ин-та, вып. 9.
- Малышкин А. Е. 1951а. Влияние почвенных микроорганизмов на рост дуба.— Почвоведение, № 2.
- Малышкин А. Е. 1951б. Влияние почвенных микроорганизмов на рост дуба.— Почвоведение, № 2.
- Малышкин П. Е. 1952. Ускорение роста дуба под влиянием некоторых почвенных микроорганизмов.— Ученые записки биол.-почв. фак., вып. 29.
- Малышкин П. Е. 1955а. Стимуляция роста древесных растений микроорганизмами.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Малышкин П. Е. 1955б. Влияние микроорганизмов на рост дуба в зависимости от условий произрастания. Дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Ин-т микробиологии АН СССР. М.
- Мантейфель А. Я., Жукова А. И. и Демьянов Э. К. 1950. Изучение микрофлоры ризосферы дуба.— Микробиология, т. XIX, вып. 6.
- Мейсель М. Н. и Помощникова Н. А. 1952. Простой микробиологический метод определения пиридоксина (В<sub>6</sub>).— Биохимия, т. 5.
- Мешков Н. В. 1953. Выступление на конференции.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Микеладзе 1955. К изучению микориз сосны и дуба.— Сборник научных трудов. Тбилисск. ун-та, № 7.
- Мирчинк Т. Г. 1953. Микориза сосны и ее типы в условиях леса и культуры в питомниках. Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. МГУ им. М. В. Ломоносова. М.
- Михалевская О. Б. 1953. Биологические особенности развития и роста дуба на ранних этапах жизни. (*Quercus robur* L.). Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. МГУ им. М. В. Ломоносова. М.
- Михович А. И. 1952. Изучение микоризы дуба в условиях лесостепи левобережной Украины.— Лесное хозяйство, № 2(41).
- Михович А. И. 1955. Рост дуба и микоризообразование в лесостепи и полупустыне. Автореф. дисс. канд. с.-х. наук. Сельхоз. ин-т. Харьков.
- Мишустин Е. Н. 1950. Микориза древесных растений и степное лесоразведение.— Вестник АН СССР, № 2. М.— Л.
- Мишустин Е. Н. 1951. Микрофлора почвы и образование микоризы у дуба.— Агробиология, № 2.
- Мишустин Е. Н. 1955а. Микотрофия древесных пород и ее значение для лесоразведения.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Мишустин Е. Н. 1955б. Влияние микробиологического фактора и удобрений на рост сеянцев древесных пород.— Труды Ин-та леса АН СССР, т. XXIV.
- Мишустин Е. Н. и Пушкинская О. И. 1949. Микориза древесных растений и ее значение при полезащитных лесонасаждениях.— Микробиология, т. 18, вып. 5.
- Мишустин Е. Н. и Пушкинская О. И. 1961. Приемы, благоприятств-

- ющие росту и микоризообразованию у сосны и дуба.— Изв. АН СССР, серия биол., № 5.
- Мишустин Е. Н., Пушкинская О. И., Мирзоева В. А. 1951. Микронаселение почвы и образование микоризы дуба.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 1, вып. 2.
- Моррисон Г. 1958. Микориза и поглощение фосфора растениями.— Сельское хозяйство за рубежом, № 1.
- Морочковский С. Ф. и Радзиевский Г. Г. 1950. Опыт получения микоризы белого гриба на сеянцах дуба в искусственных условиях.— Бот. журн., т. 7, вып. 1.
- Морочковский С. Ф. и Радзиевский Г. Г. 1951. Пути повышения урожайности белого гриба. Бот. журн., т. 8, № 2.
- Надсон Г. А. 1908. К учению о симбиозе. I. Гибель дубовых сеянцев в связи с явлениями микоризы.— Болезни растений, т. II, № 1.
- Нестерович Н. Д. и Пономарева А. Н. 1950. Результаты проращивания семян акации белой, акации желтой, ели обыкновенной и сосны обыкновенной при предварительном намачивании в растворах 2—4-дихлорфеноксиуксусной кислоты.— Сборник работ Ин-та биологии АН БССР, вып. 1.
- Никитин М. Г. 1878. Опыты разведения съедобных грибов.— Вестник Российского об-ва садоводства.
- Новогрудский Д. М. 1949. Микоризы и степное лесоразведение.— Микробиология, т. 18, вып. 4.
- Новогрудский Д. М. 1950. В. Р. Вильямс и проблема симбиотрофизма высших растений.— Успехи совр. биологии, т. 29, вып. 1.
- Обручева Н. В. 1953. Гидролитические ферменты микоризных грибов. Дипломная работа кафедры физиологии растений МГУ.
- Овчаров К. Е. 1953. Значение витаминов в жизнедеятельности растений.— Успехи совр. биологии, т. 36, вып. 3.
- Овчаров К. Е. 1955. Витамины в жизни растений. Изд-во АН СССР.
- Орлов А. Я. 1957. Наблюдения над сосущими корнями ели (*Picea excelsa* Linn.) в естественных условиях.— Бот. журн., т. XLII, № 8.
- Панкратова П. М. 1951. Рост и развитие сеянцев дуба и сосны при различной влажности почвы.— Лесное хоз-во, № 3.
- Пonomарева А. В. 1951. О повышении всхожести и энергии прорастания семян некоторых древесных пород посредством намачивания во взвешах триходермы и штаммов азотобактера хроококкум.— Изв. АН БССР, № 2.
- Пonomарева А. В. 1952. О влиянии микроорганизмов на рост сеянцев некоторых древесных пород.— Труды Ин-та биологии АН БССР, № 3.
- Пonomарева А. В. 1953. Влияние азотобактера на рост сеянцев некоторых древесных пород и накопление хлорофилла в их листьях.— Изв. АН БССР, № 5.
- Пonomарева А. В. 1955. Бактеризация семян и корневых систем некоторых древесных пород суспензиями азотобактера.— Изв. АН БССР, № 4.
- Пonomарева А. В. и Вавуло Ф. П. 1953. Временные методические указания по бактеризации семян и корней сеянцев сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в лесном хозяйстве. Минск.
- Пonomарева А. В. и Пронько В. И. 1955. Применение азотобактера в лесных питомниках и на лесокультурных площадях.— Лесное хозяйство, № 2.
- Попова П. С. 1955. Опыт выращивания сеянцев с применением удобрений на торфяных почвах таежной зоны.— Труды Ин-та леса АН СССР, т. XXIV.
- Потебня И. А. 1952. Образование микориз на корнях однолетних сеянцев дуба в лесостепи и степи Украинской ССР.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Пронько В., Пonomарева А. В. 1954. Шире применяйте бактериальные удобрения в лесном хозяйстве. Главное упр. с.-х. БССР. Минск.

- Пушкинская О. И. 1951. Совещание по микоризации древесных пород.— Микробиология, т. XX, вып. 4.
- Пушкинская О. И. 1952. Влияние удобрений на формирование микоризы дуба.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Пятницкий С. С. 1932. Организация опытных работ по созданию полезных полос на темно-каштановых почвах.— Соц. хозяйство и агролесомелиорация, № 1.
- Разницына Е. А. 1938. Образование бактериями ростовых веществ группы ауксина.— Докл. АН СССР, т. 18, № 6.
- Раскатов П. Б. 1951. Анатомическое строение желудка.— Лесное хозяйство, № 9(36).
- Ратнер Е. И. и Доброхотова И. И. 1956. О возможной роли витаминов, продуцируемых почвенными микроорганизмами, в корневом питании растений.— Физ. растений, т. 3, вып. 2.
- Рейнер М. и Нелсон-Джонс В. 1949. Роль микоризы в питании деревьев. М., ИЛ.
- Рубин Б. А. и Обручева Н. В. 1954. Ферментативные системы микоризных грибов.— Докл. АН СССР, т. XCV, № 2.
- Рубин Б. А. и Обручева Н. В. 1955. Физиология микотрофного питания древесных растений.— Успехи совр. биологии, т. XL, вып. 2(5).
- Рунов Е. В. 1952. Образование микоризы у дуба в сухой степи.— Сборник Компл. научной экспедиции по вопросам полезного лесоразведения, т. 1.
- Рунов Е. В. 1955. Опыт микоризации посевов дуба в сухой степи.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Рященко З. М., Рюмина Т. А. и Попова М. Н. 1952. Азотобактер в почвах трассы лесной полосы Саратов — Камышин и его влияние на развитие дуба.— Ученые записки СГУ, т. 29, в. биолого-почвен.
- Салеев Р. К. 1955. О влиянии временного застоя воды на микоризу сосны и ели в Охтенском лесхозе.— Техн. информ. по результатам научно-исслед. работ Ленинград. лесотехн. академии, № 27.
- Салеев Р. К. 1958. Анатомическое строение корневых окончаний взрослой сосны и ход формирования на них микориз.— Бот. журн., т. 43, № 6.
- Салеев Р. К. 1959. Анатомическое строение корневых окончаний и ход формирования микориз ели.— Изв. Карел. и Кольск. филиалов АН СССР, № 3.
- Самуцевич М. М. 1938. Разведение лесных грибов.— Сов. ботаника, № 3.
- Самцевич С. А. 1952а. Микоризы дуба и их применение при степном лесоразведении в УССР.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезного лесоразведения АН СССР, т. 2, в. 2.
- Самцевич С. А. 1952б. Распространение и образование микориз у дуба в условиях засушливой степи.— Труды республиканской конференции по вопросам развития степного лесоразведения в УкрССР. Отд. оттиск.
- Самцевич С. А. 1953а. Микрофлора почвы и ее деятельность под лесными насаждениями в степной части УССР. Дисс. на соискание ученой степени доктора биол. наук. Ин-т лесоводства АН УкрССР. Киев.
- Самцевич С. А. 1953б. Влияние микоризации на рост и развитие однолетних сеянцев дуба в степи.— Роль микроорганизмов в питании растений.— Сборник ВАСХНИЛ. Сельхозгиз.
- Самцевич С. А. 1954. Микрофлора почвы и ее деятельность под лесными насаждениями в степной части УССР. Автореф. дисс. на соискание ученой степени доктора биол. наук. ЛГУ им. А. А. Жданова. Л.
- Самцевич С. А. 1955. О значении экто-эндотрофных микориз в питании древесных растений.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Самцевич С. А. 1958а. О взаимоотношениях между микроорганизмами почвы и высшими растениями. Вопросы почвенной микробиологии.— Труды Ин-та микробиологии АН ЛатвССР, т. II, в. 7. Рига.

- Самцевич С. А. 1958. Залежність транспірації та утворення мікоріз у сіянців дуба від вологості ґрунту.— Наукові праці Відділу сільськогосподарських наук АН УРСР, вип. 5.
- Самцевич С. А. и Катеринч Г. Д. 1954. О биогенности экто-эндотрофных микориз и безмикоризных корешков дуба.— Докл. АН Укр.ССР, № 1.
- Соботка А., 1956. Искусственная микоризация посадочного материала.— За соц. с.-х. науку, серия А, № 2.
- Седов Е. Н. 1952. Влияние азотобактера на рост некоторых сельскохозяйственных культур и древесных пород ползащитных полос.— Записки Воронеж. с.-х. ин-та, т. 24, вып. 1.
- Семихненко Н. Г. 1952. Приемы, способствующие быстрому росту дуба в гнездовых посевах.— Агробиология, № 3.
- Сидери Д. И. 1950. Влияние микроэлементов на развитие микоризы и улучшение сеянцев дуба. Рефераты докладов на конференции по микроэлементам. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Сидери Д. И. и Золотун В. П. 1952. Об улучшении условий роста дуба на смытых почвах Запорожья.— Лес и степь, № 8.
- Ситникова И. А. 1952. О формировании микориз на корнях древесных пород в течение вегетационного периода в Приморском крае. Сообщ. Дальневосточного филиала АН СССР им. Комарова, вып. 5.
- Ситникова И. А. 1953. Микориза древесных и кустарниковых пород в Приморском крае. Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Дальневосточный филиал им. В. А. Комарова АН СССР. Владивосток.
- Смирнова А. Д. 1958. Изучение физиолого-биохимических процессов и микоризообразования у однолетних сеянцев дуба при различных условиях их выращивания.— Научный ежегодник за 1955 г. Саратовск. гос. ун-та.
- Смирнова А. Д. 1959. К вопросу о физиологической роли микоризы в обмене веществ растений.— Ученые записки Саратовск. ун-та, т. 64.
- Сосин П. Е. 1939. До флори гіменоміситів та гастероміситів в Миколаївській області. Журн. Ін-ту ботаніки, № 23.
- Спиваковский Н. Д. 1951. Удобрение плодовых и ягодных культур. Сельхозгиз.
- Степанов Н. Н. 1932. Древесные семена, их свойства, сбор и хранение. Сельхозгиз.
- Сухов А. 1914. Старые и новые теории о микоризе.— Лесной журн., вып. 4.
- Гальман П. Н. 1952. Самоизреживание, стадийность и фазы развития древостоев. Гослесбумиздат.
- Тарабрин А. Д. 1957. Влияние микоризы на поглощение фосфора сеянцами дуба.— Докл. АН СССР, т. 112, № 5.
- Травень Ф. И. 1950а. Посевы дуба в зоне каштановых почв.— Лес и степь, № 3.
- Травень Ф. И. 1950б. Опыт разведения дуба на каштановых почвах Волгоградской области. Гослесбумиздат.
- Трибунская А. Я. 1950. Применение азотобактериальных удобрений при выращивании сеянцев древесных растений.— Сборник по лесоразведению. Гослесбумиздат.
- Трибунская А. Я. 1955. Изучение микрофлоры ризосферы сеянцев сосны.— Микробиология, т. 24, вып. 2.
- Трибунская А. Я. 1959. Микотрофия сеянцев и подроста сосны в Свердловской области.— Сборник трудов по лесному хозяйству Уральск. лесотехн. ин-та, вып. 5.
- Трубецкая О. М. и Михалевская О. Б. 1955. О сезонности развития микоризы дуба.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Трубецкая О. М., Михалевская О. Б. и Новичкова И. Д. 1955. Физиологическая роль микоризы древесных растений.— Труды Конференций по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.

- Турецкая Р. Х. 1937. К вопросу о влиянии гетероауксина на корнеобразование у многолетних растений.— Докл. АН СССР, т. 17, № 2.
- Турецкая Р. Х. 1944. Метод определения активности ростовых веществ на корнеобразование.— Докл. АН СССР, т. 57, № 3.
- Устиновская Л. Т., Галенко Г. Б. и Кудлай А. Н. 1955. Опыт применения стимуляторов роста при создании лесных культур.— Лесное хозяйство, № 5.
- Ушков Б. С. 1955. Влияние гетероауксина на приживаемость и рост сосны.— Лесное хозяйство, № 4.
- Фаминцин А. 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов.— Записки АН, серия VIII, т. 20, № 3.
- Федотова Т. И. 1938. Серологический метод в определении устойчивости растений к заболеваниям.— Защита растений, № 16.
- Федотова Н. И. 1956. О заражении желудей микоризой при посеве лесных полос.— Бюлл. научно-техн. информ. Ставропольск. научно-исслед. ин-та с.-х., № 1, 2.
- Фомин А. Е. 1950. Бактеризация древесных пород.— Краткий отчет Ин-та земледелия Юго-Востока СССР за 1950 г.
- Фомин А. Е. 1951а. Использование микроорганизмов лесных почв для ускорения роста лесных полос. Ин-т земледелия Юго-Востока СССР. Саратов.
- Фомин А. Е. 1951б. Использование микроорганизмов лесных почв для ускорения роста лесных полос. Агротехническая консультация. Саратов.
- Фомин А. Е. 1953. Влияние бактеризации и микоризации на рост древесных пород. В сб.: «Роль микроорганизмов в питании растений». ВАСХНИЛ. М., Сельхозгиз.
- Хитрово А. А. 1914. Влияние величины желудей на развитие всходов дуба в первый год их жизни.— Труды по лесному опытному делу в России. СПб., вып. VII.
- Христева Л. А. 1951. Роль гуминовой кислоты в питании растений.— Труды Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, т. XXXVIII.
- Худяков Я. П. 1952. О физиологии микотрофизма древесных пород.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Худяков Я. П. 1953а. Ризосфера и участие микроорганизмов в питании растений путем передачи веществ на расстояние.— Труды Конференции по вопросам почвенной микробиологии АН СССР.
- Худяков Я. П. 1953б. Роль микоризных грибов в питании микотрофных растений. В сб.: «Роль микроорганизмов в питании растений». ВАСХНИЛ. М., Сельхозгиз.
- Худяков Я. П. 1955. О сущности микотрофии.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Худяков Я. П. и Возняковская Ю. М. 1951. Чистые культуры микоризных грибов.— Микробиология, т. XX, вып. 1.
- Церлинг Г. И. 1958. Микориза лиственницы и ее влияние на рост и состояние сеянцев в условиях карбонатных черноземов Заволжья.— Микробиология, т. XXVII, вып. 4.
- Церлинг Г. И. 1960. Микоризообразование у лиственницы в условиях черноземных почв Заволжья и приемы его стимулирования.— Микробиология, т. 29, вып. 3.
- Частухин В. Я. 1929. Исследования по физиологии грибов.— Материалы по микологии и фитопатологии, ч. I, т. 2.
- Частухин В. Я. 1931. Исследования по физиологии грибов.— Материалы по микологии и фитопатологии, ч. II, т. VIII.
- Частухин В. Я. 1932. Биологическое значение плодовых тел шляпных грибов.— Бот. журн. СССР, т. 17, № 2.
- Частухин В. Я. 1948. Массовые культуры микроскопических грибов. Изд. Главн. упр. по заповедникам при Совете Министров РСФСР. М.

- Ч а с т у х и н В. Я. 1950. Пути внесения микоризообразующих грибов в лесные полосы.— Природа, № 4.
- Ч а с т у х и н В. Я. 1952а. Микофлора дубрав и лесных полос Воронежской области.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения, т. 2, вып. 2.
- Ч а с т у х и н В. Я. 1952б. Интродукция микоризных грибов в лесные полосы Воронежской области.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Ч а с т у х и н В. Я. 1952в. Распад растительных остатков и роль грибов в процессе почвообразования.— Агробиология, № 4.
- Ч а с т у х и н В. Я. 1953. Роль грибов в процессе почвообразования.— Труды Конференции по вопросам почвенной микробиологии в связи с внедрением в с. х. комплекса Докучаева — Костычева — Вильямса АН СССР.
- Ч а с т у х и н В. Я. 1954. Динамика микоризообразования на корнях дубков в лесных полезащитных полосах.— Труды Ин-та леса АН СССР, т. 16.
- Ч а с т у х и н В. Я. 1955. О биологии и экологии грибов-микоризообразователей.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Ш а в л о в с к и й Г. Н. 1954а. Участие микроорганизмов в витаминном и аминокислотном питании растений. Львов.
- Ш а в л о в с к и й Г. Н. 1954б. Значение микроорганизмов ризосферы в витаминном и аминокислотном питании растений. Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Ин-т микробиологии АН СССР. М.
- Ш е в ч е н к о И. С. 1950. Инструкция по применению суперфосфата для улучшения развития микоризы при гнездовых посевах дуба по методу академика Лысенко. Волгоград.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. 1952. Хранение и дозировка микоризной земли, вносимой в почву при посеве дуба.— Труды Компл. научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР, т. 2, вып. 2.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. 1955а. Значение микоризы для семян сосны и дуба.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. 1955б. Применение меченых атомов при изучении микотрофии растений. В сб.: «Изотопы в микробиологии». Изд-во АН СССР.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. 1956. *Nebeloma crustuliniforme* (Bull.) Fr.— микоризообразователь дуба.— Микробиология, т. 25, вып. 1.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. 1957. Роль микоризообразующих грибов в питании древесных растений.— Изв. АН СССР, серия биол., № 3.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. 1958. К вопросу о сущности микотрофии древесных растений.— Труды Ин-та микробиологии АН ЛатвССР, т. 2, в. 7.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. 1959а. Условия образования микоризы у сосны с грибом *Boletus luteus* (Linn.) Fr.— Тезисы доклада на совещании по роли микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности в питании растений. М.— Л.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. 1959б. Изучение микотрофии древесных пород методом чистых культур.— Изв. АН СССР, серия биол., № 5.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. 1960. Условия образования микоризы у сосны грибом *Boletus luteus* (L.) Fr.— Изв. АН СССР, серия биол., № 2.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. 1961а. Действие чистых культур грибов-микоризообразователей на развитие семян сосны и дуба.— Изв. АН СССР, серия биол., № 3.
- Ш е м а х а н о в а Н. М. 1961б. О значении отдельных компонентов лесной почвы для развития семян сосны и дуба.— Труды Ин-та микробиологии, т. 11.
- Ш к о л ь н и к М. Я. 1950. Значение микроэлементов в жизни растения и в земледелии. Изд-во АН СССР.
- Ш т е р е н б е р г П. М. 1949. Микориза древесной растительности в степи.— Агробиология, № 6.
- Ш у б и н В. И. 1957. К вопросу о росте сосны и ели на органическом субстрате.— Труды Капельск. филиала АН СССР, вып. 7.



- Шулов И. С. 1913. Исследование в области физиологии питания высших растений при помощи методов изолированного питания и стерильных культур. М.
- Шутяев А. М. 1957. Влияние величины желудей на рост сеянцев дуба в первый год жизни.— Труды Центрального черноземного гос. заповедника, вып. 4.
- Щербакова Т. А. 1953. Распространение и развитие микоризы дуба на каштановых и светло-каштановых почвах Волгоградской области. Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. МГУ им. М. В. Ломоносова. М.
- Щербакова Т. А. 1954. Развитие микоризы дуба в зоне каштановых и светло-каштановых почв.— Труды Ин-та леса АН СССР, т. 21.
- Щербакова Т. А. 1955. Наблюдение за развитием и сезонным появлением микориз дуба.— Изв. АН БелорССР, № 4.
- Щербаков А. П. и Мишустин Е. Н. 1950. Условия питания как средство ускорения роста сеянцев дуба и развитие микоризы на его корнях.— Агробиология, № 5.
- Эглите А. К. 1953а. Облесение сухих верещатников и вопрос о микоризе.— Труды Ин-та лесохоз. проблем АН ЛатвССР, вып. 7.
- Эглите А. К. 1953б. Влияние удобрений на микоризу и рост сеянцев сосны в питомниках.— Изв. АН ЛатвССР, № 4.
- Эглите А. К. 1954. Опыты по синтезу микоризы.— Изв. АН ЛатвССР, № 8.
- Эглите А. К. 1955. Опыт работ по микоризации сосны.— Труды Конференции по микотрофии растений. Изд-во АН СССР.
- Эглите А. К. 1956а. Труднорастворимые минералы и некоторые органические вещества в качестве источника питания микоризных грибов.— Изв. АН ЛатвССР, № 7.
- Эглите А. К. 1956б. Роль микоризы и агротехники при облесении малоплодородных почв.— Труды Ин-та лесохоз. проблем АН ЛатвССР, вып. 11.
- Эглите А. К. 1958. Труднорастворимые минералы и органические вещества в качестве источника питания микоризных грибов.— Труды Ин-та микробиологии АН ЛатвССР, т. II, в. 7.
- Эльчибаев А. А. 1960. Материалы по микофлоре древостоев северной Киргизии и микотрофии сеянцев сосны обыкновенной. Ин-т ботаники АН КиргизССР.
- Эйтинген Г. Р. 1915. Развитие дуба на втором году жизни в зависимости от веса желудей.— Лесопромышл. вестник, № 41, 42.
- Эйтинген Г. Р. 1922. Роль отбора желудей в развитии дуба.— Сельское и лесное хозяйство, № 1, 2.
- Эйтинген Г. Р. 1946. Рост дуба в зависимости от веса желудей.— Сов. агрономия № 8, 9.
- Юрре Н. А. 1939. Письмо в редакцию.— Лесное хозяйство, № 12.
- Юрре Н. А. 1951. Сеять выравненными по крупности семенами.— Лесное хозяйство, № 3.
- Ячевский А. А. 1933. Основы микологии. М.—Л., Сельхозгиз.
- Addoms R. M. 1937. Nutritional studies on Loblolly Pine. Plant Physiol., 12, p. 199—205.
- Anonymous. 1931. Preliminary observations on the effects of soil inoculation. Rhodesia Agric. J., 28, p. 185—187.
- Becker G. 1956. Observations sur l'écologie des champignons supérieurs. Ann. Sci. Univ. Besançon. Bot., № 7, p. 15—128.
- Björkman E. 1942. Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. Symb. Bot. Ups., VI (2), s. 1—190.
- Björkman E. 1943. Bedingungen für die Mykorrhizabildung bei Waldbäumen. Schwed.—Norrl. Skogsvar. Tidskr.
- Björkman E. 1944. The effect of strangulation on the formation of mycorrhiza in pine. Svensk. bot. Tidskr., 38, N 1, p. 1—14.



- Björkman E. 1945. Planting from the point of view of nutritional biology. Svenska Skogsvårdsfören. förleg. p. 79—87 (Ref. For. Ab., 1946, 8, № 1, p. 11).
- Björkman E. 1949. The ecological significance of the ectotrophic mycorrhizal association in forest trees. Svensk. bot. tidskr., 43, № 2—3, p. 223—286.
- Björkman E. 1956. Über die Natur der Mykorrhizabildung unter besonderer Berücksichtigung der Waldbäume und die Anwendung in der forstlichen Praxis. Forstwiss. Cbl., 75, № 9—10, S. 265—285.
- Björkman E. 1960. *Monotropa hypopitys* L.—an epiparasite on tree roots. Physiol. Plantarum 13, N 2, p. 308—327.
- Bokor R. 1958. Vizsgálatok a fölgyek valódi mykorrhiza — gombáinak meghatározása és az ezekkel való tarsulásuknak mesterséges létrehozása terén. Erdészettudományi közlemények, № 1, str. 93—118.
- Bond G. a. Scott G. D. 1955. An examination of some symbiotic systems for fixation of nitrogen. Ann. Bot., (London), 19, (73), p. 65—77.
- Boudier E. 1876. Du parasitisme probable de quelques espèces du genre *Elaphomyces* et de la recherche de ces tubéracées. Bull. Soc. Bot. France, 23, p. 115—119.
- Bouillard B. 1960. La lumière et les mycorrhizes. Année biol., 36, № 5—6, p. 231—248.
- Bouillard B. i Dominik T. 1958. Contribution à la connaissance des mycorrhizes du *Pinus strobus* L. dans diverses stations de France et de Pologne. Inst. Badawczy Lesn., Prace IBL, № 178.
- Brefeld O. 1872—1908. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie. H. I—XIV, Münster.
- Brian P. W., Hemming H. G. a. McGowan J. C. 1945. Origin of a toxicity to mycorrhiza in Wareham heath soil. Nature, 155, p. 637—638.
- Brierley J. K., Waid J. S., Wilson J. M. 1954. Beech mycorrhiza. Nature, 174, № 4432, p. 684—686.
- Brierley J. K. 1955. Seasonal fluctuations in the oxygen and carbon dioxide concentrations in beech litter with reference to the salt uptake of beech mycorrhizas J. Ecol., 43, № 2, p. 404—408.
- Bruchmann H. 1874. Die Dichotomie der Wurzel von *Pinus silvestris*. Jenaische Z. Naturwiss., VIII, N. F., S. N 1, 522—578.
- Buller A. H. 1909—1934. Researches on fungi. London, N. Y., Toronto.
- Burgeff H. 1934. Pflanzliche Avitaminose und ihre Behebung durch Vitaminzufuhr. Ber. Dtsch. bot. Ges., 52, S. 384—390.
- Burges A. 1936. On the significance of mycorrhiza. New Phytologist, 35, № 1, p. 117—131.
- Camara P. J. 1907. La maladie des châtaigniers. Gangrène humide de la racine du châtaigner. Étude préliminaire. Bull. Soc. portugaise Sci. nat., 1, p. 55—70.
- Cappeletti C. 1934. Sul valore ecologico e funzionale della Micorrhizia. Estr. Atti Soc. Progresso Sci., III.
- Clowes F. A. L. 1951. The structure of mycorrhizal roots of *Fagus sylvatica*. New Phytol., 50, № 1, p. 1—16.
- Clowes F. A. L. 1954. The root-cap of ectotrophic mycorrhizas. New Phytol., 53, № 3, p. 525—529.
- Cool C. 1912. Beiträge zur Kenntnis der Sporenkeimung und Reinkultur der höheren Pilze. Mededeel Phytopatol. Lab. «Willie Commelin Scholten», 3.
- Cromer D. A. 1935. The significance of the mycorrhizae of *Pinus radiata*. Bull. For. Bur. Aust., 16, p. 1—19.
- Curtis J. T. a. Cottam G. 1950. Antibiotic and antitoxic effects in prairie sunflower. Bull. Torrey Bot. Club., 77, p. 187—196.
- Delacroix G. 1897. La «Maladie des châtaigniers» en France. Bull. Soc. mycol. France, 13, N 4, p. 242—252.
- Dimbleby G. W. 1953. Natural regeneration of pine and birch on the heather moors of north — east Yorkshire. Forestry, 26, p. 41—52.

- Dittmer H. J. 1937. A quantitative study of the roots and root hairs of a winter rye plant (*secale cereale*). Amer. J. Bot., 29, № 7.
- Doak K. D. 1934a. Fungi that produce ectotrophic mycorrhizae of conifers. Phytopathology, 24, № 7.
- Doak K. D. 1934b. Cortical parasitism of conifer-seedling roots in pure culture by mycorrhizal and nonmycorrhizal fungi. Phytopathology, 24, № 6.
- Doak K. D. 1955a. Mineral nutrition and mycorrhizal association of Bur Oak. Lloydia, 18, № 3, p. 101—108.
- Doak K. D. 1955b. Pine root reaction in sterile culture to mycorrhizal and other fungi. Amer. Midland Naturalist, 54, № 2, p. 443—451.
- Dominik T. 1956a. Próby przeszczepiania mikrobocenozy glebowej dzewostanów sosnowych na tereny rolne. Ministerstwo leśnictwa i przemysłu Drzewnego. Inst. Badawczy leśnictwa, Prace, № 177.
- Dominik T. 1956b. Projekt nowego podziału mykoryz ektotroficznych oparty na cechach morfologiczno-anatomicznych. Roczn. nauk leśn., 14, № 154, str. 223—246.
- Dominik T. 1959. Synopsis of a new classification of the ectotrophic mycorrhizae established on morphological and anatomical characteristics. Mycopathol. et mycol. appl., 11, № 4, p. 359—367.
- Duggar B. M. 1901. Physiological studies with reference to the germination of certain fungous spores. Bot. Gaz., 31, p. 38—66.
- Duggar B. M. 1904. The cultivation of mushrooms. U. S. Dept Agriculture. Farmers Bull., № 204.
- Duggar B. M. 1905. The principle of mushroom growing and mushroom spawn — making. U. S. Dept. Agric. Bur. Plant Ind. Bull., 85, p. 1—60.
- Duggar B. M. a. Davis A. R. 1916. Studies in the physiology of fungi. I. Nitrogen fixation. Ann. Mo. Bot. Gdn, 3, p. 413—437.
- Eglite A. 1954. Dazi izmeginajumi par mikorizas sintezi. Latvijas PSK zinātnu Akademijas vēstis, № 8, str. 94—96.
- Eidam E. 1875. Zur Kenntnis der Befruchtung bei den Agaricus-Arten. Bot. Zeitung, 33, S. 649—653, 665—670.
- Endrigkeit A. 1937. Beiträge zum ernährungsphysiologischen Problem der Mykorrhiza unter besonderer Berücksichtigung des Baues und der Funktion der Wurzel- und Plasmamembranen. Bot. Arch., 39, S. 1—87.
- Falck R. 1902. Die Kultur der Oidien und ihre Rückführung in die höhere Fruchtform bei den Basidiomyceten. Cohn's Beitr. Biol. Pflanzen, 8, S. 307—346.
- Falck R. 1923. Erweiterte Denkschrift über die Bedeutung der Fadenpilze für die Nutzbarmachung der Abfallstoffe zur Bäumenahrung im Walde und über die Möglichkeit einer nachträglichen pilzlichen Aufschliessung des Trockentorfs. Mycol. Untersuch. u. Ber., 2, S. 38—72.
- Ferdinandson C. a. Winge O. 1925. Cenococcum Fr. A monographic study. Kgl. Veterin.—og. Landbohjsk Aarskr., p. 332—382.
- Finn R. F. 1942. Mycorrhizal inoculation of soil of low fertility. Black Rock Forest Papers, 1, p. 116—117.
- Frank A. B. 1885a. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. deutsch. bot. Ges., 3, S. 128—145.
- Frank A. B. 1885b. Über die Ernährung gewisser Bäume durch Pilze. Ber. deutsch. bot. Ges., 3, S. 248.
- Frank A. B. 1887. Über neue Mykorrhiza-Formen. Ber. deutsch. bot. Ges., 5, S. 395—408.
- Frank A. B. 1888. Über die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza. Ber. deutsch. bot. Ges., 6, S. 248—268.
- Frank A. B. 1892. Die Ernährung der Kiefer durch ihre Mykorrhiza Pilzes. Ber. deutsch. bot. Ges., 10, S. 223—300.
- Fries N. 1938. Über die Bedeutung von Wuchsstoffen für das Wachstum verschiedener Pilze. Symb. Bot. Ups. VIII, N 2, S. 1—189.
- Fries N. 1941. Über die Sporenkeimung bei einigen Gasteromyceten und mykorrhizabildenden Hymenomyceten. Arch. Microbiol., 12, S. 266—284.

- Fries N. 1942. Ektosporomyceten einiger Bäume. Svensk bot. tidskr., 36, H. 2, p. 101—110.
- Fries N. 1943a. Untersuchungen über Sporenkeimung und Wachstum bodenbewohnender Hymenomyceten. Svensk bot. tidskr., 37, H. 2, p. 101—110.
- Fries N. 1943b. Einwirkung von Adenin auf Wachstum einiger Ascomyceten. Svensk bot. tidskr., 37, H. 2, p. 111—112.
- Fries N. 1950. Growth factor requirements of some higher fungi. Svensk bot. tidskr., 44, H. 2, p. 379.
- Fuchs J. 1910. Über die Beziehungen von Agaricinen und anderen baumbewohnenden Pilzen zur Mykorrhizenbildung der Waldbäume. Inaugural-dissertation zur Erlangung d. Doctorwürde. Ludwig-Maximilians-Universität zu München-Stuttgart. S. 1—32.
- Fuchs J. 1911. Über die Beziehungen von Agaricinen und anderen baumbewohnenden Pilzen zur Mykorrhizenbildung der Waldbäume. Biblioth. Bot. 18, S. 1—32. Stuttgart.
- Garret S. D. 1950. Ecology of the root-inhabiting fungi. Biol. Rev., 25, № 1.
- Gasparrini G. 1856. Ricerche sulla natura dei succiatori la escrezione delle radici. Naples, p. 1—113.
- Gibelli G. 1883. Nuovi studii sulla malattia del castagno detta dell'inchostro. Mem. Accad. Sci. Inst. Bologna, ser. 4, 4, p. 287—314.
- Groszlik S. 1886. Die Mycorrhiza. Bot. Cbl., 25, S. 136.
- Hacskaylo E. 1951. A study of the roots of *Pinus virginiana* in relation to certain Hymenomycetes suspected of being mycorrhizal. J. Wash. Acad. Sci., 41, № 12, p. 399—400.
- Hacskaylo E. 1953. Pure culture synthesis of pine mycorrhizae in terralite. Mycologia, 45, № 6, p. 921—975.
- Hacskaylo E. 1957. Mycorrhizae of trees with special emphasis on physiology of ectotrophic types. Ohio J. Sci., 57, № 6, p. 350—357.
- Hacskaylo E. 1958. Mycorrhiza what they are, what they do. Nat. Hortic. Mag., 37, № 3, p. 119—122.
- Hacskaylo E., Palmer J. G. 1955a. Hymenomycetous species forming mycorrhizae with *Pinus virginiana*. Mycologia, 47, № 2, p. 145—147.
- Hacskaylo E., Palmer J. G. 1955b. Mycorrhizae in relation to tree nutrition. Arborist's News, 20, № 11, p. 81—85.
- Hacskaylo E., Palmer J. G. 1957. Effects of several biocides on growth of seedling *Pinus* and incidence of mycorrhizae in field plots. Plant dis. Repr., 41, p. 354—358.
- Hammarlund C. 1923. *Boletus elegans* Schum. und *Larix*-mykorrhiza. Bot. Notiser, S. 305—326.
- Harley J. L. 1937. Ecological observations on the mycorrhiza of beech. J. Ecol., 25, p. 421—423.
- Harley J. L. 1940. A study of the root system of the beech in woodland soils with especial reference to mycorrhizal infection. J. Ecol., 28, p. 107—117.
- Harley J. L. 1948. Mycorrhiza and soil ecology. Biol. Rev., 23, № 2, p. 127—158.
- Harley J. L. 1952. Association between microorganisms and higher plants (Mycorrhiza). Annual Rev. Microbiol., 6, p. 363—386.
- Harley J. L. 1954. Salt absorption by beech mycorrhizas. Rapp. et communs. VIII Congr. intern. bot., Sect. B. Paris, p. 127—128.
- Harley J. L. 1956. The mycorrhiza of forest trees. Endeavour, v. 15, № 57, p. 43—48; Rev. Appl. Mycol., 35, № 9, p. 703.
- Harley J. L. 1959. The biology of mycorrhiza. London Hill, p. 1—234.
- Harley J. L., Brierley J. K. 1954. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. VI. Active transport of phosphorus from the fungal sheath into the host tissue. New Phytologist, 53, № 2, p. 240—252.
- Harley J. L. a. Brierley J. K. 1955. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. VII. Active transport of  $P^{32}$  from fungus

- to host during uptake of phosphate from solution. *New Phytologist*, **54**, № 3, p. 296—301.
- Harley J. L., Brierley J. K. a. McCready C. C. 1954. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. V. The examination of possible sources of misinterpretation of the quantities of phosphorus passing into the host. *New Phytologist*, **53**, № 1, p. 92—98.
- Harley J. L. a. McCready C. C. 1950. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. *New Phytologist*, **49**, № 3, p. 388—397.
- Harley J. L. a. McCready C. C. 1952a. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. II. Distribution of phosphorus between host and fungus. *New Phytologist*, **51**, № 1, p. 56—64.
- Harley J. L. a. McCready C. C. 1952b. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. III. The effect of the fungal sheath on the availability of phosphate to the core. *New Phytologist*, **51**, № 3, p. 342—348.
- Harley J. L. a. McCready C. C. 1953. A note on the effect of sodium azide upon the respiration of beech mycorrhizas. *New Phytologist*, **51**, p. 342—344.
- Harley J. L., McCready C. C. a. Brierley J. K. 1953. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. IV. The effect of oxygen concentration upon host and fungi. *New Phytologist*, **52**, № 2, p. 124—132.
- Harley J. L., McCready C. C. a. Brierley J. K. 1958. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. VIII. Translocation of phosphorus in micorrhizal roots. *New Phytologist*, **57**, № 3, p. 353—362.
- Harley J. L., McCready C. C., Brierley J. K. a. Jennings D. H. 1956. The salt respiration of excised beech mycorrhizae. II. The relationship between oxygen consumption and phosphate absorption. *New Phytologist*, **55**, № 1, p. 1—28.
- Harley J. L., McCready C. C. a. Geddes J. A. 1954. The salt respiration of excised beech mycorrhizas. I. The development of the respiratory response to salts. *New Phytologist*, **53**, № 3, p. 427—444.
- Harley J. L. a. Jennings D. H. 1958. The effect of sugars on the respiratory response of beech mycorrhizae to salts. *Proc. Roy. Soc.*, **48**, № 932, p. 403—418.
- Harley J. L. a. Rees T. 1959. Cytochrome oxidase in mycorrhizal and uninfected roots of *Fagus sylvatica*. *New Phytologist*, **58**, № 3, p. 364—386.
- Harley J. L. a. Waid J. S. 1949. A method of studying active mycelia on living roots and other surfaces in the soil. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **38**, № 2, p. 104—118.
- Harley J. L., Waid J. S. 1955. The effect of light upon the roots of beech and its surface population. *Plant a. Soil*, **7**, № 1, p. 96—112.
- Harley J. L. a. Wilson J. M. 1959. The absorption of potassium by beech mycorrhiza. *New Phytologist*, v. **58**, № 3, p. 281—298.
- Hartig Th. 1840—1851. *Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen*. Berlin.
- Hartig R. 1888. Die pflanzlichen Wurzelparasiten. *Allgem. Forst- und Jagdzeitung*, **64**, S. 118—123.
- Hartwell B. L. a. Pember F. R. 1918. The presence of aluminium as a reason for the difference in the effect of so-called acid soil on barley and rye. *Soil Sci.*, **6**, № 4, p. 259—279.
- Hatch A. B. a. Hatch C. T. 1933. Some Hymenomycetes forming ectotrophic mycorrhizae with *Pinus strobus*. *J. Arnold Arb.*, **14**, p. 324—334.
- Hatch A. B. 1934a. A culture chamber for the study of mycorrhizae. *J. Arnold Arb.*, **15**, № 4, p. 358—365.
- Hatch A. B. 1934b. Preliminary note on the relation of mycorrhizae to dry weight increase in *Pinus strobus*. *Phytopathology*, **24**, № 10.
- Hatch A. B. 1934b. A jet black mycelium forming ectotrophic mycorrhizae. *Svensk. bot. Tidskr.*, **28**, p. 369—383.

- Hatch A. B. 1934r. The nature of the mycorrhizal root system. *Phytopathology*, 24, 1, № 16.
- Hatch A. B. 1936a. The role of mycorrhizae in afforestation. *Phytopathology*, 40, № 1, p. 22—29.
- Hatch A. B. 1936b. Eine Kulturkammer zum Studium mykorrhizierender Pflanzen. *Handb. biol. Arbeitsmethoden*, 11, Tl. 4, S. 1095—1101.
- Hatch A. B. 1937. The physical basis of mycotrophy in *Pinus*. *Black Rock Forest Bull.*, 6, p. 1—127.
- Hatch A. B. a. Doak K. D. 1933a. Mycorrhiza and other features of the root system of *Pinus*. *J. Arnold Arb.*, 14, p. 85—99.
- Hatch A. B. a. Doak K. D. 1933b. A study of pine micorrhiza in Sweden and USA. *J. Arnold Arb.*, 14.
- Hesselman. 1927. Studies über die Entwicklung der Nadelbaumpflanzen in Rohhumus. I. Die Bedeutung der Stickstoffmobilisierung in der Rohhumus Decke für die erste Entwicklung der Kiefern und Fichtenpflanzen. *Meddl. Stat Skogförs.* 23, S. 337—342.
- Hopkins J. C. 1954. A centrifuging method for root sterilization. *Nature*, 174, N 4439, p. 1016.
- Horn K. 1933. Mykorrhizasopp som Hekseringdanner. *Friesia*, 1, p. 31—83.
- How J. E. 1940. The mycorrhizal relations of larch. I. A study of *Boletus elegans*. (Schum.) in pure culture. *Ann. Bot.*, 4, № 13, p. 134—150.
- Huberman M. A. 1940. Normal growth and development of southern pine seedlings in the nursery. *Ecology*, 21, p. 323—334.
- Jackson L. W. R. Method for differential staining of mycorrhizal roots. *Science*, 105 (2724), p. 291—292.
- Jennings D. H. 1959. Changes in the internal carbohydrates of beech mycorrhizas during treatment with azide. *New Phytologist*, 52, № 2, p. 254—255.
- Kamienksy F. 1881. Die Vegetationsorgane der *Monotropa hypopitys* L. *Bot. Zeitung*, 39, S. 438—461.
- Kaufmann F. H. O. 1934. Studies on the germination of the spores of certain Basidiomycetes. *Bot. Gaz.*, 96, p. 282—297.
- Kessel S. L. 1927. The dependence of certain pine species on a biological soil factor. *Empire Forest. J.*, 6, p. 70—74.
- Klein G. u. Kisser J. 1924. Die sterile Kultur der höheren Pflanzen. *Jena.*
- Kniep H. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten. I, II. *Z. f. Bot.*, 6.
- Knudson L. 1929. Seed germination and growth of *Calluna vulgaris*. *New Phytologist*, 28, p. 369—376.
- Kramer P. J. 1951. Effects of respiration inhibitors on accumulation of radioactive phosphorus by roots of Loblolly pine. *Plant Physiol.*, 26, № 1, p. 30—37.
- Kramer P. J. a. Wilbur K. M. 1949. Absorption of radioactive phosphorus by mycorrhizal roots of pine. *Science*, 110, № 2844, p. 8—9.
- Kurbis W. P. 1937. Mykologische Untersuchungen über den Wurzelbereich der Esche (*Fraxinus exelsior* L.). *Flora*, 31, № 2, S. 129—175.
- Laing E. V. 1932. Studies on tree roots. *Forest. Common Bull.*, № 13.
- Latham D. H., Doak K. D. a. Wright E. 1939. Mycorrhizae and pseudo-mycorrhiza in pines. *Phytopathology*, 29, № 14.
- Levine M. 1913. Studies in the cytology of the hymenomycetes especially the Boleti. *Bull. Torrey Bot. Club*, 40, № 137.
- Levisohn I. 1953. Growth response of tree seedlings to mycorrhizal mycelia in the absence of a mycorrhizal association. *Nature*, 172, № 4372, p. 316—317.
- Levisohn I. 1954a. Influence of mycorrhizal mycelium on forest tree seedlings in the absence of mycorrhizal infection. *Rapp. et communs huitieme Congr. intern. bot.*, Paris, Sec. 13, p. 131—132.
- Levisohn I. 1954b. Aberrant root infections of pine and spruce seedlings. *New Phytologist*, 53, № 2, p. 284—290.
- Levisohn I. 1955. Isolation of ectotrophic mycorrhizal mycelia from rhizomorphs. *Nature*, 176, № 4480, p. 519.

- Levisohn I. 1956. Growth stimulation of forest tree seedlings by the activity of free living mycorrhizal mycelia. *Forestry*, **29**, № 1, p. 53—59.
- Levisohn I. 1957a. Observations on the mycorrhizal habit of forest trees. *Empire Forest. Rev.*, **36**, № 1, p. 85—90.
- Levisohn I. 1957b. Differential effects of root-infecting mycelia on young trees in different environments. *Empire Forest. Rev.*, **36**, № 3, p. 281—286.
- Levisohn I. 1959. Strain differentiation in a root-infecting fungus. *Nature*, **183**, № 4667, p. 1065—1066.
- Levisohn I. 1960. Root forking at pine seedlings growing under non-steril conditions. *New Phytologist*, **59**, p. 326—331.
- Lihnell D. 1942. *Cenococcum graniforme* als Mykorrhizabildner von Waldbäumen. *Symb. bot. Ups.*, **5**, № 2, S. 1—18.
- Lindeberg G. 1939a. Über die Wuchsstoffbedürfnis verschiedener Arten der Pilzgattung *Marasmius*. *Svensk. bot. Tidskr.*, **33**, № 1, S. 85—90.
- Lindeberg G. 1939b. Über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf das Wachstum verschiedener *Marasmius*-Arten. *Svensk. bot. Tidskr.*, **33**, № 4, S. 341—346.
- Lindeberg G. 1941. Über die Wirkung von Biotin auf *Marasmius androsaceus* (L.) Fr. *Arch. Mikrobiol.*, **12**, S. 58—62.
- Lindeberg G. 1944. Über die Physiologie ligninabbauender Boden Hymenomyzeten. *Symb. bot. Ups.*, **8**, № 2, S. 1—18.
- Lindeberg G. 1946a. On the decomposition of lignin and cellulose in litter caused by soil-inhabiting. Hymenomycetes. *Arch. Bot.*, **33A**, № 10, p. 1—16.
- Lindeberg G. 1946b. Thiamin and growth of litter-decomposing Hymenomycetes. *Bot. Notiser*, p. 89—93.
- Lindeberg G. 1946b. The effect of biotin and thiamin on the growth of *Collybia dryophila* Fr. *Svensk. bot. Tidskr.*, **40**, № 1, p. 63—69.
- Lindeberg G. 1948. On the occurrence of polyphenol oxidases in soil-inhabiting Basidiomycetes. *Physiol. Plantarum*, **1**, fasc. 2, p. 196—205.
- Lindeberg G. a. Holm G. 1952. Occurrence of tyrosinase and laccase in fruit bodies and mycelia of some hymenomycetes. *Physiol. Plantarum*, **5**, (1), p. 100.
- Lindquist B. 1932. Den Sydiskandinaviska kulturgromskogens reproduktionsförhållanden. *Svensk-skogsvårdsfören Tidskr.*, **30**, p. 7—38.
- Lindquist B. 1939. Die Fichtenmykorrhiza im Lichte der modernen Wuchsstoffforschung. *Bot. Notiser*, **H. 2**, S. 314—355.
- Linnemann G., Meyer H. 1958. Mycorrhiza und Phosphormangel. *Forst u. Holz*, **13**, № 1, S. 8—10.
- Lobanow N. W. 1960. *Mykotrophie der Holzpflanzen*. Berlin.
- Lohman M. L. 1927. Occurrence of mycorrhiza in Iowa forest plants. *Univ. Iowa Studies. Nat. History*, **11**, p. 35—38.
- McArdle R. E. 1931. Determining the identity of mycorrhiza-forming fungi. *Papers Michigan Acad. Sci, Arts and Letters*, **13**.
- McArdle R. E. 1932. The relation of mycorrhizae to conifer seedlings. *J. Agric. Res.*, **44**, № 4, p. 287—316.
- McComb A. L. 1938. The relation between mycorrhizae and the development and nutrient absorption of pine seedlings in a prairie nursery. *J. Forestry*, **36**, p. 1148—1154.
- McComb A. L. 1943. Mycorrhizae and phosphorus nutrition of pine seedlings in a prairie soil nursery. *Res. Bull. Iowa Agric. Exptl. Stat.*, **314**, p. 582—612.
- McComb A. L. a. Griffith J. H. 1946. Growth stimulation and phosphorus absorption of mycorrhizal and non-mycorrhizal northern white pine and Douglas fir seedlings in relation to fertilizer treatment. *Plant Physiol.*, **21**, N 1, p. 11—17.
- McDougall W. B. 1914. On the mycorrhizas of forest trees. *Amer. J. Bot.*, **1**, p. 51—71.
- McDougall W. B. 1922. Mycorrhizas of coniferous trees. *J. Forestry*, **20**, p. 255—260.



- MacDougall D. T. a. Dufrenoy J. 1944. Mycorrhizal symbiosis in *Asplenium*, *Corallorrhiza* and *Pinus*. *Plant Physiol.*, 19, p. 440—465.
- MacDougall D. T. a. Dufrenoy J. 1946. Criteria of nutritive relations of fungi a seedplants in mycorrhizae. *Plant. Physiol.*, 21 (1), p. 1—10.
- MacDougall W. B. a. Jacobs N. C. 1927. Mycorrhiza of forest trees in Rocky Mountains. *Amer. J. Bot.*, 14, p. 258—266.
- Massart J. 1910. *Esquisse de la geographie botanique de la Belgique*. Bruxelles.
- Masui K. 1926. A study of the mycorrhiza of *Abies firma* S. Z. with special reference to its mycorrhizal fungus *Cantharellus floccosus* Schw. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B.*, 2, p. 15—84.
- Masui K. 1927. A study of the ectotrophic mycorrhizas of woody plants. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., Ser. B.*, 3, p. 149—278.
- Mathew K. T. 1953. Thiamine, its intermediates and growth of *Corticium microsclerotia* (Matz) Weber. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 38, № 1, p. 1—9.
- Matruchot L. 1912. Sur les cultures pour a partir de la spore de la *Lepiota* élevée (*Lepiota procera* Scop.). *Compt. rend. Acad. Soc. Paris*, 155, p. 226.
- Matruchot L. et Constantin J. L. 1896. Sur la production du mycelium des champignons supérieurs *Compt. rend. Soc. biol. France*, Janvier.
- Matruchot L. et Constantin J. L. 1912. Nouveau procédé de culture du champignon de couche. *Compt. rend. Soc. Biol. France*, 117, № 2, p. 70—72.
- Melin E. 1917. Studier över de norrländska myrmarkernas vegetation med särskild hänsyn till deras skogsvegetation efter torrlägnings. *Akad. Avhandl. Uppsala*.
- Melin E. 1921. Über die Mykorrhizenpilze von *Pinus silvestris* L. und *Picea Abies* Karst. *Svensk. bot. Tidskr.*, 15, № 2—4, S. 192—203.
- Melin E. 1922a. Untersuchungen über die *Larix*-Mykorrhiza. I. Synthese der Mykorrhiza in Reinkultur. *Svensk. bot. Tidskr.*, 16, № 2, S. 161—196.
- Melin E. 1922b. *Boletus*-Arten als Mykorrhizenpilze der Waldbäume. *Ber. dtsch. bot. Ges.*, 40, № 3, S. 94—97.
- Melin E. 1922b. On the mycorrhizas of *Pinus silvestris* L. and *Picea Abies* Karst. *J. Ecol.*, 9, p. 254—257.
- Melin E. 1923a. Experimentelle Untersuchungen über die Birken und Espenmykorrhizen und ihre Pilzsymbionten. *Svensk. bot. Tidskr.*, 17, № 6, S. 479—520.
- Melin E. 1923b. Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus silvestris* L. und *Picea Abies* (L.) Karst. *Mykol. Unter. u. Ber.*, 2, S. 73—331.
- Melin E. 1924. Über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf die Virulenz der Wurzelpilze von Kiefer und Fichte. *Bot. Notiser*, S. 38—48.
- Melin E. 1925. Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. *Jena*, S. 1—125.
- Melin E. 1927. Die Ausbildung der Mykorrhiza bei der Kiefernpflanzen in verschiedenen Rohhumusformen. *Medd. Statens skogsförkningsinst.*, 23, S. 433—494.
- Melin E. 1936. Methoden der experimentellen Untersuchung mykotropher Pflanzen. *Handbuch biol. Arbeitsmethoden*, 11, № 4, S. 1015—1108.
- Melin E. 1943. Über die Bedeutung gewisser wuchsoffordernder Stoffe in der Waldstreu für die Bodenpilze. *Svensk., bot. Tidskr.*, 37, S. 115.
- Melin E. 1946. Der Einfluß von Waldstreuextrakten auf das Wachstum von Bodenpilzen mit besonderer Berücksichtigung der Wurzelpilze von Bäumen. *Symb. Bot. Upsal.*, 8, № 3, S. 1—116.
- Melin E. 1953a. Growth factor requirements of the mycorrhizal fungi of forest trees. VI Congr. internaz. Microbiol., v. 6. Roma, p. 130.
- Melin E. 1953b. Physiology of mycorrhizal relations in plants. *Annual Rev. Plant. Physiol.* 4, p. 325—346.



- Melin E. 1954. Growth factor requirements of mycorrhizal fungi of forest trees. Svensk. bot. Tidskr., 48 № 1, p. 86—94.
- Melin E. 1959a. Mycorrhiza. Handbuch der Pflanzenphysiologie. Encyclopedia of plant physiology, v. 11, Heterotrophy, S. 605—638.
- Melin E. 1959b. Die Bedeutung der Mycorrhiza für die Versorgung der Pflanzen mit Mineralstoffen. Handbuch d. Pflanzenphysiologie, 4 — Die Mineralische Ernährung der Pflanzen, S. 282—287.
- Melin E. 1959b. Studies on the physiology of tree mycorrhizal Basidiomycetes. I. Growth response to nucleic acid constituents. Svensk. bot. Tidskr., 53, № 2, p. 135—154.
- Melin E. a. Helleberg K. 1925. Über die Aktivität von proteolytischen und verwandten Enzymen einiger als Mykorrhizenpilze bekannten Hymenomyceten. Biochem. Z., 75, S. 1—2.
- Melin E. a. Lindeberg G. 1939. Über den Einfluß von Aneurin und Biotin auf das Wachstum einiger Mykorrhizenpilze. Bot. Notiser, S. 241—245.
- Melin E. a. Mikola P. 1948. Effect of some amino acids on the growth of *Cenococcum graniforme*. Physiol. Plantarum, 1, p. 110—113.
- Melin E. a. Nilsson H. 1950. Transfer of radioactive phosphorus to Pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. Physiol. Plantarum, 3, № 1, p. 88—92.
- Melin E. a. Nilsson H. 1952. Transport of labelled nitrogen from an ammonium source to pine seedlings through mycorrhizal mycelium. Svensk. Bot. Tidskr., 46, № 3—4, p. 281—285.
- Melin E. a. Nilsson H. 1953. Transfer of labelled nitrogen from glutamic acid to pine seedlings through the mycelium of *Boletus variegatus* (Sw.) Fr. Nature, 171, № 4342, p. 134—135.
- Melin E. a. Nilsson H. 1954. Transport of labelled phosphorus to pine seedling through the mycelium of *Cortinarius glaucopus* (Schaeff ex Fr.). Svensk. bot. Tidskr., 48, № 2, p. 555—558.
- Melin E. a. Nilsson H. 1955.  $\text{Ca}^{45}$  used as indicator of transport of cations to pine seedlings by means of mycorrhizal mycelia. Svensk. bot. Tidskr., 49, № 1—2, p. 119—122.
- Melin E. a. Nilsson H. 1957. Transport of  $\text{C}^{14}$  labelled photosynthate to the fungal associate of pine mycorrhiza. Svensk. bot. Tidskr., 51, H. 1. 166—186.
- Melin E. a. Nilsson H. 1958. Translocation of nutritive elements through mycorrhizal mycelia to pine seedlings. Bot. Notiser, 3, № 1, p. 251—256.
- Melin E., Nilsson H. a. Hacskaýlo E. 1958. Translocation of cations to seedlings of *Pinus virginiana* through mycorrhizal mycelium. Bot. Gaz., 119, № 4, p. 243—246.
- Melin E. a. Norkrans B. 1942. Über den Einfluß der Pyrimidin und der Thiazol komponente des Aneurins auf das Wachstum von Wurzelpilzen. Svensk. bot. Tidskr., 38, S. 271—286.
- Melin E. a. Norkrans B. 1948. Amino acids and the growth of *Lactarius deliciosus* (L.) Fr. Physiol. Plantarum, 1, p. 174—184.
- Melin E. a. Das V. S. R. 1954. Influence of root-metabolites on the growth of tree mycorrhizal fungi. Physiol. Plantarum, 7, № 4, p. 851—858.
- Melin E. a. Nyman B. 1940. Weitere Untersuchungen über die Wirkung von Aneurin und Biotin auf das Wachstum von Wurzelpilzen. Arch. Mikrobiol., 11, S. 318—328.
- Melin E. a. Nyman B. 1941. Über das Wuchsstoffbedürfnis von *Boletus granulatus* (L.) Fr. Arch. Mikrobiol., 12, S. 254—259.
- Mikola P. 1948. On the physiology and ecology of *Cenococcum graniforme* especially as a mycorrhizal fungus of birch. Comm. Inst. Forest Fenn., 36, № 3, p. 1—104.
- Mikola P. 1953. An experiment on the invasion of mycorrhizal fungi into prairie soil. Karstenia, 2, p. 33—34.
- Mikola P. 1955. Metsämaan kantasiebiin puhdasviljely. Karstenia, 3, str. 5—17.

- Mimura S. 1933. The influence of mycorrhizae on the growth of short-leaf seedlings. *J. Forestry*, **36**, p. 520—527.
- Mitchell H. L. 1934. Pot culture tests of forest soil fertility. *Black Rock Forest Bull.*, **5**, p. 1—138.
- Mitchell H. L., Finn R. F. a. Rosendahl R. O. 1937. The relation between mycorrhizae and the growth and nutrient absorption of coniferous seedlings in nursery beds. *Black Rock Forest Papers*, № 1—10, p. 58—73.
- Modess O. 1939. Experimentelle Untersuchungen über Hymenomyceten und Gasteromyceten als Mykorrhizabildner bei Kiefer und Fichte. *Svensk. bot. Tidskr.*, **33**, № 1, S. 91—93.
- Modess O. 1941. Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte. *Symb. Bot. Ups.*, **5**, № 1, S. 1—138.
- Möller A. 1903. Untersuchungen über ein und zweijährige Kiefer im märkischen Sandboden. *Z. Forst. u. Jagdw.*, **35**, S. 257—272, 321—338.
- Möller A. 1906. Mykorrhizen und Stickstoffernährung. *Ber. dtsh. bot. Ges.*, **24**, S. 230—233.
- Möller. 1947. Mycorrhiza and nitrogen assimilation with special reference to mountain pine (*Pinus Mugo urra*) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) *Det. forst., Fors i Danmark*, **19**, № 2, p. 105—208.
- Moser M. 1956. Die Bedeutung der Mykorrhiza für Aufforstungen in Hochlagen. *Forstwiss. Cbl.*, Bd. 75, H. 1—2, S. 8—18.
- Moser M. 1958a. Die künstliche Mykorrhizaimpfung von Forstpflanzen. I *Forstwiss. Cbl.*, **77**, № 1, 2, S. 1—64.
- Moser M. 1958b. Der Einfluß tiefer Temperaturen auf das Wachstum und die Lebenstätigkeit höherer Pilze mit spezieller Berücksichtigung von Mykorrhizapilzen. *Sydowia*, **XII**, 1—6, S. 386—399.
- Moser M. 1958b. Die künstliche Mykorrhizaimpfung von Forstpflanzen II. Die Forstreukultur von Mykorrhiza Pilzen. *Forstwiss. Cbl.*, **77**, N 9/10, S. 273—278.
- Moser M. 1959. Beiträge zur Kenntnis der Wuchsstoffbeziehungen im Bereich ectotropher Mykorrhizen, I. *Arch. Mikrobiol.* **34**, H. 3, S. 251—269.
- Morrison T. M. 1957. Mycorrhiza and phosphorus uptake. *Nature*, **179**, № 4566, p. 907—908.
- Müller P. E. 1886. Bemerkungen über die Mykorrhiza der Buche. *Bot. Cbl.*, **26**, S. 22—26.
- Müller P. E. 1903a. Sur deux formes de mykorrhizes chez le Pin de montagne. *Bot. Cbl.*, **93**, S. 249—256.
- Müller P. E. 1903b. Über das Verhältnis der Bergkiefer zur Fichte in den Jütlandischen Heidekulturen. *Naturwiss. Z. Land und Forstwirtschaft*, **1**, S. 289—378.
- Neilson-Jones. 1943. Tree nutrition and soil fertility. *J. Forestry*, **41**, p. 888.
- Nielson N. 1930. Untersuchungen über einen neuen Wachstumsregulierenden Stoff Rhizopin. *Jahrb., Wiss. Bot.*, № 73.
- Niethammer A. 1926. Ein Beitrag zur Samendesinfektion. *Biochem. Z.*, № 1—3, S. 173—211.
- Nikitinskij J. J. 1902. Über die Zersetzung der Huminsäure durch physikalisch-chemisch Agentien und durch Micro-Organismen-Pringhseim's. *Jahrb. Wiss., Bot.*, № 37.
- Nilsson H. 1956. The growth-stimulating effect of fructose — 1,6-diphosphate on *Boletus variegatus* and *Collybia velutipes*. *Physiol. Plantarum*, **9**, № 1, p. 74—81.
- Noak. 1889. Über Mykorrhizenbildende Pilze. *Bot. Z.*, **47**, 389.
- Nobbe F., Hiltner L. 1898. Die endotrophe Mycorrhiza von *Podocarpus* und ihre physiologische Bedeutung. *Landwirtsch. Vers. Sta.* **51**, S. 241—245.
- Noecker N. L. 1936. Vitamin B in the nutrition of four species of wood-destroying fungi. *Amer. J. Bot.*, **25**, № 5, p. 345—348.
- Noecker N. L. a. Reed M. 1943. Observations on the vitamin requirements of *Stereum fructulosum* (Pers.) Fr. *Amer. Midland Naturalist*, **30**, p. 171—174.

- Noggie G. R. a. Wynd F. L. 1943. Effect of vitamins on germination and growth of orchids. *Bot. Gaz.*, **104**, p. 455—459.
- Norkrans B. 1944. Über die Physiologie mykorrhizabildender und rein saprophytischer *Tricholoma* Arten. *Svensk. Bot. Tidskr.*, **38**, S. 121—122.
- Norkrans B. 1949. Some mycorrhiza-forming *Tricholoma* species. *Svensk Bot. Tidskr.*, **43**, № 2—3, p. 185—190.
- Norkrans B. 1950. Studies in growth and cellulolytic enzymes of *Tricholoma* with special reference to mycorrhiza formation, *Symb. Bot. Ups.*, **11**, № 1, p. 1—126.
- Norkrans B. 1953. The effect of glutamic acid, aspartic acid and related compounds on the growth of certain *Tricholoma* species. *Physiol. Plantarum*, **6**, p. 584—593.
- Oliveros S. 1932. Effect of soil inoculation on the growth of Benguet pine. *Makiling Echo*, **11**, p. 205—214.
- Paulson R. 1923. The fungus-root (Mycorrhiza). *Essex Naturalist*, **20**, p. 177—189.
- Peklo J. 1909. Beiträge zur Lösung des Mykorrhizaproblems. *Ber. dtsh. Bot. Ges.*, **27**, № 5, S. 239—247.
- Penningsfeld F. 1950. Über Atmungsuntersuchungen an einigen Bodenprofilen. *Z. Pflanzen Ernähr., Düng., Bodenkunde*, **50**, S. 135—164.
- Pennington L. H. 1908. Mycorrhiza producing Basidiomycetes. *Repr. Michigan Acad. Sci.*, **10**, p. 47—50.
- Pessin L. J. 1928. Mycorrhiza of southern pines. *Ecology*, **9**, p. 28—37.
- Petrescu M., Georgescu C. C. 1955. Metode pentru stimularea dezvoltării ciupercilor micorizice în vederea folosarii lor în culturile forestiere de protecție. *An. Inst. Cercet. Silvice*, **16**, № 1, p. 577—602.
- Peyronel B. 1920. Alcuni casi rapporti micorizici tra Boletinee ed essenza arboree. *Mem. R. Staz. Patol. Veget. Roma*, **53**, p. 24.
- Peyronel B. 1921. Nouveaux cas de rapports mycorrhiziques entre Phanérogames et Basidiomycètes. *Bull. Soc. Mycol. France*, **37**, p. 143—148.
- Peyronel B. 1922a. Nuovi casi di rapporti micorizici tra Basidiomiceti e Phanerogame arboree. *Bull. Soc. bot. ital.*, **3**, № 1, p. 7—14.
- Peyronel B. 1922b. Ricerche sui rapporti micorizici tra Basidiomiceti et Phanerogame arboree. *Boll. mem. regia staz. pathol. veget. Roma*, **3**, p. 21.
- Peyronel B. 1950. L'étude des mycorrhizes par l'observation directe. *Proc. I Intern. Bot. Congr.*, p. 436—438.
- Pfeffer W. 1877. Über fleischfressende Pflanzen. *Landwirtsch. Jahrb.*, **6**, S. 969—998.
- Rayner M. C. 1934a. Mycorrhiza in relation to forestry. *J. Soc. Forest. Great Brit.*, **8**, p. 96—125.
- Rayner M. C. 1934b. The Mycorrhiza of Conifers. *J. Ecol.*, **22**, p. 308—312.
- Rayner M. C. 1938. The use of soil or humus inocula in nurseries and plantations. *Empire Forestry J.*, **17**, p. 236—243.
- Rayner M. C. a. Levisohn I. 1941. The mycorrhizal habit in relation to forestry. IV. Study on mycorrhizal response in *Pinus* and other conifers. *Forestry*, **15**, p. 1—36.
- Rawald W. 1958. Die physiologische und ökologische Bedeutung der Mykorrhiza. *Z. Pilzkunde, Heilbrunn/Obb*, **24**, 1.
- Reess M. 1880. Über den Parasitismus von *Elaphomyces granulatus*. *Sitzber. phys.-med. Soc. Erlangen*, **12**, S. 103—107.
- Rees T. 1958. Cytochrome oxidase in mycorrhizal and uninfected roots of *Fagus sylvatica*. *Plant Physiol.*, **33**, p. 10—11.
- Rexhausen L. 1920. Über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **14**, S. 19—57.
- Richards B. N. 1961. Soil pH and mycorrhiza development in *Pinus*. *Nature*, **190**, № 4770, p. 105—106.

- Robbins W. J. 1950. A survey of growth requirements of some Basidiomycetes. *Mycologia*, 42, № 4, p. 470—476.
- Robbins W. J. a. Hervey A. 1955. Growth substance requirements of *Stereum murraini*. *Mycologia*, 47, № 2, p. 155—162.
- Robertson N. F. 1954. Studies on the mycorrhiza of *Pinus silvestris*. I. The pattern of development of mycorrhizal roots and its significance for experimental studies. *New Phytologist*, 53, № 2, p. 253—283.
- Roeloffs J. W. 1930. Over Kunstmatige verjonging von *Pinus merkussii*, Jungh et de Vr. en P. Khasya Rogle Tectonia, 23, p. 874—907.
- Romell L. G. 1921. Parallelvorkommen gewisser Boleten und Nadelbäume. *Svensk. bot. Tidskr.*, 15, № 2—4, S. 204—213.
- Romell L. G. 1938. A trenching experiment in spruce forest and its bearing on problems of mycotrophy. *Svensk bot. Tidskr.*, 32, p. 89—99.
- Romell L. G. 1939. The ecological problem of mycotrophy. *Ecology*, 20, p. 163—167.
- Rosendahl R. O. 1942. The effect of mycorrhizal and non-mycorrhizal fungi on the availability of difficulty-soluble potash and phosphate minerals. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.*, 7, p. 477—479.
- Rosendahl R. O. a. Wilde S. A. 1942. Occurrence of ectotrophic mycorrhizal fungi in soils of cut-over areas and sand dunes. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 23, p. 73—74.
- Routien J. B. a. Dawson R. 1943. Some interrelationships of growth salt absorption, respiration and mycorrhizal development in *Pinus echinata*. *Amer. J. Bot.*, 30, p. 440—451.
- Samuel G. 1926. Note on the distribution of mycorrhiza. *Trans. a. Proc. Roy. Soc. South Australia*, 50, p. 245—246.
- Sappa F. 1940. Ricerche biologiche sul *Tuber magnatum* Pico. La germinazione delle spore e caratteri della micorriza. *Nuovo giorn. bot. ital.*, 47, p. 155—198.
- Sarauw G. E. L. 1903. Sur les micorrhizes des arbres forestiers et sur le sens de la symbiose des racines. *Rev. mycol.*, 4, 25, p. 157—172.
- Schaede R. 1948. Die pflanzliche Symbiosen. Jena.
- Schuster C. E., Stephenson R. E. a. Evenden. 1944. Mycorrhizas of filbert and walnut trees in Oregon orchards. *Bot. gaz.*, 105, № 9, p. 388—392.
- Slankis V. 1948. Einfluß von Exudaten von *Boletus variegatus* auf die dichotomische Verzweigung isolierter Kiefernwurzeln. *Physiol. Plantarum*, 1, № 4, S. 390—409.
- Slankis V. 1949. Wirkung von  $\beta$ -indolylessigsäure auf die dichotomische Verzweigung isolierter Wurzeln von *Pinus silvestris* L. *Svensk. bot. Tidskr.*, 43, S. 603—607.
- Slankis V. 1950. Effect of  $\alpha$ -naphthaleneacetic acid on dichotomous branching of isolated roots of *Pinus silvestris*. *Physiol. Plantarum*, 3, № 1, p. 40—44.
- Slankis V. 1951. Über den Einfluß von  $\beta$ -indolylessigsäure und anderen Wuchsstoffen auf das Wachstum von Kiefernwurzeln. *Symb. Bot. Ups.*, 11, № 3, S. 1—63.
- Slankis V. 1955. Causality of morphogenesis of mycorrhizal Pine roots. *Abstr. in Proc. Canad. Phytopathol. Soc.*, 23, p. 20—21.
- Slankis V. 1958a. An apparatus for surface sterilization of root tips. *Canad. J. Bot.*, v. 36, № 6, p. 837—842.
- Slankis V. 1958b. The role of auxin and other exudates in mycorrhizal symbiosis of forest trees. *Physiol. Forest Trees* (Symp. Harvard Forest, Apr. 1957), 5, p. 427—443.
- Sobotka A. 1954. Cisté kultury z plodnic mykorrhitických hub. (Pure cultures from the fruiting bodies of mycorrhizae fungi). *Prace v zk Ust. lesn. CSR*, 6, p. 101—123.
- Sobotka A. 1955a. Vyuziti hub k umělé mykorrhizaci. *Česká mykol.*, 9, № 4, str. 145—151.

- S o b o t k a A. 19556. Pěstování mykorrhizních hub v čistých Sbor. Českosl. akad. zeměd. věd., Rostl. výroba, 28, № 3—4, str. 332—336.
- S o b o t k a A. 1955b. Umělá mykorrhizace sadebního materiálu. Sbor. Českosl. akad. zeměd. věd., Lesn., 28, № 1, Str. 67—74.
- S o b o t k a A. 1955r. Vliv hnojení diabazovou moučkou na mykorrhizu dubu ve středisku Sbor. Českosl. akad. zeměd. věd., Lesn., Str. 841—852.
- S o b o t k a A. 1956a. Mykorrhiza lesních dřevin a její praktické využití v lesním hospodářství. Česká mycol., 10, № 1.
- S o b o t k a A. 1956b. Vliv čistého mycelia hub a mykorrhizní půdy na výživné koripky duba letního. V. lesní školce V. Nove. Vsi. Rostl. Výroba, 29, № 9—10, Str. 899—902.
- S o b o t k a A. 1957. Umělá mykorrhizace semenaček dubu a borovice. Sborn. Českosl. akad. zeměd. věd., Lesn., 3, 7, 503—520.
- S t a h l E. 1900. Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. wiss. Bot., 34, S. 533—668.
- S t o n e E. L. 1950. Some effects of mycorrhizae on the phosphorus nutrition of Monterey pine seedlings. Proc. Soil Sci. Soc. Amer., 14, p. 340—345.
- T h o r n t o n R. H., C o w i e J. D. et M c D o n a l d D. C. 1956. Mycelial aggregates of sand soil under *Pinus radiata*. Nature, 177, № 4501, p. 231—232.
- T u b e u f C. V. 1903. Beiträge zur Mycorrhizafrage. II. Über die Ernährung der Waldbäume durch Mykorrhizen. Naturwiss. Z., Landwirtschaft. und Forst, 1, S. 67—82.
- U l r i c h J. M. 1960. Auxin production by mycorrhizal fungi. Physiol. Plantarum, 13, № 3, p. 429—443.
- V a n d e n d r i e s R. 1933. Nouvelles investigations dans la domaine sexuel des Basidiomycetes. Bull. Soc. mycol. France, 49, p. 130.
- V o g l i n o. 1895. Nuovo giorn. bot. ital., 27.
- V o r o n i n M. S. 1885. Über die sogenannte Pilzwurzel-Mykorrhiza von A. B. Frank. Ber. deutsch. bot. Ges., 3, S. 205.
- W a h l J. 1954. Micorrhiza of Aleppo pine in Israel. 8 inter. bot. Congr. Paris. Sect., 3, p. 130.
- W a r c u p J. H. 1959. Studies on Basidiomycetes in soil. Trans. Brit. Mycol. Soc., 42, p. 45—52.
- W e n g e r K. F. 1955. Light and mycorrhiza development. Ecology, 36, № 3, p. 518—520.
- W e r l i c h J. P., L y r H. 1957. Über die Mykorrhiza Ausbildung von Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf verschiedenen Standorten, Arch. Forstwesen., 6, S. 1—64.
- W e y l a n d H. 1912. Zur Ernährungsphysiologie mykotropher Pflanzen. Jahrb. wiss. Bot., 51, S. 1—80.
- W h i t e D. P. 1941. Prairie soil as a medium for tree growth. Ecology, 22, p. 398—407.
- W i k e n T., K e l l e r H. G., S c h e l l i n g C. L., S t ö c k l i A. 1951. Über die Verwendung von Myzelsuspensionen als Impfmateriál in Wachstumversuchen mit Pilzen. Experientia, 7, S. 237.
- W i l d e S. A. 1946. Difficulty soluble sources of nutrients; their use in forest nurseries. J. Forestry, 44, p. 1082—1086.
- W i l d e S. A. 1954. Mycorrhizal fungi: their distribution and effect on tree growth. Soil Sci., 78, p. 23—31.
- W i l s o n J. K. 1915. Calcium hypochlorite as a seed sterilizer. Amer. J. Bot., 2, № 6, p. 420.
- W o r l e y J. F., H a c s k a y l o E. 1959. The effect of available soil moisture on the mycorrhizal association of virginia pine. Forest Sci., 5, № 3, p. 267—268.
- W o r o n i n M. 1885. Über die sogenannte Pilzwurzel (Mykorrhiza von B. Frank). Ber. dtsch. bot. Ges., 3, S. 205—206.
- W r i g h t E. 1957. Importance of mycorrhizae to Ponderosa seedlings. Forest Sci., 3, № 3, p. 275—280.

- Young H. E. 1936. A mycorrhiza-forming fungus of Pinus. J. Austral. Inst. Agric. Sci., 2, p. 32—34.
- Young H. E. 1937a. Rhizopogon luteolus a mycorrhizal fungus of Pinus. Forestry, 11, p. 30—31.
- Young H. E. 1937b. Inconspicuous organisms which aid the growth of plants. Queensland Agric. J., 48, № 5, p. 64—66.
- Young H. E. 1940. Mycorrhizae and the growth of Pinus and Araucaria. The influence of different species of mycorrhiza-forming fungi on seedling growth. J. Austral. Inst. Agric. Sci., 6, p. 21—25.
- Young H. E. 1947. Carbohydrate absorption by roots in Pinus taeda. Queensland J. Agric. Sci., 4, p. 1—6.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

### Приложение 1

#### СПОСОБЫ ФИКСАЦИИ, ОКРАСКИ И ФОТОГРАФИРОВАНИЯ МИКОРИЗ

Детальным изучением методов окраски микориз хвойных и лиственных пород (дуба, клена, березы, сосны) занималась Горбунова (1952). Автором был апробирован целый ряд дифференцированных окрасок для микротомных срезов микориз, позволяющих проследить распространение микоризообразующих грибов в тканях и клетках корня и цитологическое строение мицелия грибов и клеток корня. В результате проведенной работы автор рекомендует некоторые фиксаторы и способы окраски микориз, которые мы считаем весьма полезным здесь привести.

#### Фиксаторы

Наиболее часто используемые фиксаторы.

1. **Смесь Ценкера**, состоящая из сулемы 5 г, двуххромового калия 2,5 г, сернистого натрия 1 г и дистиллированной воды 100 г.

Перед употреблением прибавляется 5 мл ледяной уксусной кислоты. Продолжительность фиксации от 1 до 24 час. После промывания водой и проведения через ряд слабых спиртов материал переносят в 70%-ный спирт, к которому добавляется иодная настойка до цвета мадеры (1—2 мл иодной настойки на 50 мл спирта) для удаления сулемы. Признак удаления сулемы — обесцвечивание раствора.

2. **Хромово-уксусная кислота**, состоящая из хромового ангидрида 7 г, уксусной кислоты 3 г, дистиллированной воды 1000 мл. Продолжительность фиксации 12—24 часа. После фиксации отмывание проточной водой.

3. **Жидкость Карнуа** — из 6 частей абсолютного спирта, 1 части ледяной уксусной кислоты, 3 частей хлороформа. Продолжительность фиксации 12 час.

#### Окраски

1. **Толуидиновая синяя**. Применяется 0,5%-ный водный раствор в течение 2—10 мин. Излишняя краска удаляется ополаскиванием в воде. Дифференцирование в ацетоно-ксилольных смесях следующего состава: а) чистый ацетон — 1 сек.; б) 14 частей ацетона + 6 частей ксилола — 10 сек.; в) ацетон 6 частей + 14 частей ксилола — 10 сек.; г) чистый ксилол — 1 сек.

Результат окраски: подкрашивание в голубой цвет оболочки и плазмы мицелия и интенсивная окраска в синий цвет ядер гриба и клеток корня.

Рекомендуется для микоризы березы и дуба при применении фиксаторов Ценкера, хромово-уксусной кислоты и жидкости Карнуа.

2. **Окраска по Иоллесу** (сафранин — лихтгрюн). Употребляется 2%-ный водный раствор сафранина в течение 24 час. (при комнатной температуре) или 1—2 час. (в термостате при 37°). Ополаскивание в дистиллированной воде.



Дифференцировка под микроскопом в спирте 96° с добавлением в него 1%-ного водного раствора светло-зеленого в течение от 30 сек. до 5 мин.

Результат окраски: клеточные стенки гиф и плазма гриба подкрашиваются в зеленый или сине-зеленый тон; контуры клеток корня в менее интенсивный, чем гифы, зеленоватый цвет; ядра гиф и клеток корня — в оттенки красного цвета.

Рекомендуется для лиственных и хвойных пород после любых из перечисленных фиксаторов, а также и после спирта.

**3. Окраска по Фельгену.** Препараты погружают на 0,5 мин. в холодный раствор  $N$   $HCl$ , а затем гидролизуют нагретой до 60°  $N$   $HCl$ . Срок гидролиза в зависимости от фиксатора (7 мин. после Карнуа и 14 мин. после хромово-уксусной кислоты), после чего препараты вновь переносят на 10 сек. в холодный раствор  $N$   $HCl$ . Затем препарат обрабатывают 3—4 часа в фуксинсернистой кислоте (реактив Шиффа), отмывают в трех последовательных порциях сернистой воды, промывают от 30 до 60 мин. в проточной воде, переносят в дистиллированную воду и докрашивают 0,25%-ным водным раствором лихт-грюн, подкисленного крепкой уксусной кислотой.

Приготовление реактива Шиффа (фуксинсернистой кислоты) по Пешкову: 1 г основного фуксина растворяют в 90 мл кипящей дистиллированной воды, остужают до 50° и прибавляют 2 мл концентрированной  $HCl$ , удельного веса 1,19. Отдельно растворяют 2 г безводного или 4 г кристаллического сульфата натрия в 10 мл холодной, дистиллированной воды и приливают к приготовленному раствору фуксина, остуженного до 25°. Готовый раствор закупоривается пробкой и ставится в темноту на холод для обесцвечивания.

Сернистые воды готовятся при помощи сульфата натрия следующим образом: во флакон приливают 200 мл дистиллированной воды и 4 мл концентрированной  $HCl$  (удельный вес 1,19). Затем растворяют в 25 мл 4 г безводного или 8 г кристаллического сульфата натрия ( $Na_2SO_3$  или  $Na_2SO_3 \cdot 7H_2O$ ) и приливают этот раствор к подкисленной воде. Немедленно выделяется  $H_2SO_3$ , раствор которой и представляет сернистую воду.

Окраска рекомендуется особенно для микориз хвойных. Результат окраски: ядра гриба и клетки корня окрашиваются в красный, а оболочка гриба в розовый цвет.

**4. Окраска метиленовой синей:** а) по Мэнсону. Раствор краски состоит из 5 г буры, 2 г метиленовой синей и 100 мл дистиллированной воды. Раствор нагревают 2 часа в водяной кипящей бане, охлаждают и фильтруют. Для созревания реактива последний помещается на 2—3 дня в термостат. Продолжительность окраски несколько минут. Дифференцирование в абсолютном спирте. Возможно подкрашивание в насыщенном оранжевом спирте 70°; б) по Мэнсону — Муромцеву. Приготовление основного раствора производят кипячением 8 г буры в 100 мл дистиллированной воды, после чего прибавляют 2 г метиленовой синей и остужают раствор. Приготовленный раствор разбавляется 40 частями дистиллированной воды. Окрашивание в течение нескольких минут. При приготовлении постоянных препаратов — проведение только через ацетоноксилольную смесь.

**5. Окраска тионином по Николлю.** Применяется 1 часть насыщенного раствора тионина в спирте 60°, смешанного с 4 мл 2%-ной карболовой воды. Продолжительность окраски от 2 до 5 мин. Дифференцирование в ацетоноксилольной смеси.

**6. Метиленовая синяя — эозин по Манну, в видоизменении по Добеллю.** Реактив состоит из смеси: 35 мл 1%-ного водного раствора эозина, 35—45 мл 1%-ного водного раствора метиленовой синей и 100 мл дистиллированной воды. Продолжительность окраски от 1 до 12 час., после чего препарат ополаскивается в воде и дифференцируется в спиртовом растворе оранже. Результат окраски: ядра окрашиваются в розовый цвет, протоплазма и оболочка — в светло-голубой.

**7. Окраска метиленовой зеленой.** Составляют реактив из 1 г метиленовой зеленой, растворенной в 100 мл дистиллированной воды с добавлением 25 мл абсолютного спирта.

Продолжительность окраски несколько часов. Дифференцирование спиртом 70°, насыщенным оранжем.

Результаты окраски: плазма окрашивается в желтый цвет, ядра — в зеленый. Рецепт 5 рекомендовался автором для микоризы березы. Окраска 6 и 7 для микоризы дуба. -

**8. Уксуснокислый кармин по Шнейдеру.** Приготовление реактива: сухой кармин растворяется в кипящей 45%-ной уксусной кислоте. Кипячение кислоты производится на песчаной бане в вытяжном шкафу в течение 2—3 мин. (не более), после чего раствор охлаждают. Отстоявшийся прозрачный раствор осторожно сливают с осадка кармина, наносят на срез микоризы и нагревают над пламенем горелки. Затем ополаскивают в воде и быстро дифференцируют рядом ацетон-ксилольных смесей. Результаты окраски: ядра красные, а протоплазма бледно-розовая.

Окраска дала неплохие результаты для микоризы сосны и ели.

**9. Карболовый фуксин по Цилю.** Представляет собой раствор фуксина 1 г в 10 мл спирта (96°), смешанного со 100 мл 5%-ной карболовой кислоты. При пользовании раствор разбавляется водой в 50 раз. Продолжительность окраски 1—2 мин. При приготовлении препаратов — перевод через абсолютный спирт.

**10. Метиленовая синяя по Леффлеру.** Приготавливается из 0,5 г метиленовой синей, 30 мл спирта 96° и 100 мл 0,001%-ного едкого калия. Продолжительность окраски 2—5 мин. Дифференцирование абсолютным спиртом.

Все окраски рекомендованы для постоянных препаратов, заключенных в канадский бальзам. Самые лучшие результаты были получены от применения окрасок 1, 2 и 3. Быстрая окраска достигается реактивами 9, 10 и 11.

В зарубежной литературе работ, посвященных специально фиксации и окраске микориз древесных растений, нет, но отдельными рецептами пользовались многие авторы.

Для фиксации микориз в основном применялись следующие фиксирующие жидкости. Фиксатор Карпетченко (Хэч и Хэч, 1933; Саппа, 1940), Карпетченко и Навашина (Бьоркман, 1942; Норкранс, 1949), фиксатор Флемминга (Пекло, 1909; Мазун, 1926), хромово-уксусная кислота (Мелин, 1923а; Мак-Ардл, 1932; Саппа, 1940; Мазун, 1926; Петреску и Джорджеску, 1955). Кроме того, Доук (1955) употреблял 5%-ный раствор сульфата хрома и 4%-ный раствор формальдегида, насыщенного салициловой кислотой, Петреску и Джорджеску (1955) использовали фиксатор Карнуа, а Саппа (1940) спиртовую смесь пикрино-уксусного формальдегида по Бозин — Дубек — Брезил (Boisin — Dubec — Bresil).

Окраски применялись преимущественно двойные и тройные. Приводим рецепты некоторых из них для микориз сосны и дуба.

**1. Окраска 2%-ным орселином ВВ в течение 40 мин. и 10%-ным раствором анилиновой синей в течение 30 мин.** (Норкранс, 1949).

Окраска насыщенным раствором орселина ВВ в 1%-ной уксусной кислоте в течение 10 час. с последующей обработкой 1%-ным раствором генцианового фиолетового в гвоздичном масле (Страсбургер, 1923). Окраска 2%-ным раствором орселина в лимоннокислом железе с последующей обработкой водным раствором кристаллического фиолетового (хорошо окрашивается сеть Гартига).

**2. Гематоксилин Делафильда с сафранином и пианезом (pianeze) III,** состоящим из 0,5 г малахитовой зеленой, 0,1 г кислого фуксина, 0,01 г желтого нафтола, 150 мл воды и 50 мл 55%-ного спирта (Мак-Ардл, 1932).

**3. Раствор анилинового синего в 3%-ном растворе уксусной кислоты и водный раствор фуксина** (Мазун, 1926).

**4. Окраска по Флеммингу, сафранин-генциан-оранж** (Мазун, 1926).

**5. Везувин-анилиновый синий** (Мазун, 1926).

**6. Толундинблау — метиловый зеленый — метилэозин** (Мазун, 1926).

**7. Гематоксилин Делафильда — кислый фуксин** (Мазун, 1926).

**8. Окраска Карграйт (Cartwright), модифицированная Джексоном (Jackson, 1947).**

Окраска производится разбавленным раствором сафранина (3 мл 0,5%-ного водного раствора сафранина в 70 мл воды) в течение 30 мин. с последующей, после удаления избытка сафранина, обработкой водным раствором пикроанилина (3 мл в 70 мл воды) в течение 5—10 мин. После отмывания препараты проводятся через ряд спиртов до 96-градусного, просветляются в диафане и в него же помещаются.

Используемый автором фиксатор состоит из 1,5 мл уксусной кислоты, 8,5 мл формальдегида и 90 мл 50%-ного этилового спирта. Продолжительность фиксации 48 час. Постоянные препараты заключаются в парафин через бутанол.

В результате гифы гриба окрашиваются в голубой, а клетки корешков в красный цвет.

**9. Окраска Саппа для микориз дуба.** Автор применил двойную окраску гематоксилином и генциановым фиолетовым. Вначале препарат обрабатывался гематоксилином с последующей отмывкой от железосамых квасцов, а затем 1%-ными растворами таниновой + виннокислотной и далее генциановым фиолетовым. Автор указывает, что получается хорошая окраска гиф в фиолетовый цвет, позволяющая проследить проникновение их по межклетникам.

Относительно способов, улучшающих фотографирование грибных гиф и микориз, в литературе существуют очень скудные сведения. Мы можем лишь сослаться на Мазуи (1926) и Хэч и Хэч (1933).

При фотографировании мицелия Мазуи рекомендовал обрабатывать гифы микоризообразующих грибов фуксином, окрашивающим стенки и содержимое.

Хорошую фотографию внешнего вида микориз, по Хэч и Хэч, можно получить при помощи микроплана или линз Тессара с красным фильтром (Wratten B.) на пахроматических пластинках (Ilford). Микоризы закладываются при этом между стеклянными пластинками.

## Приложение 2

### ОПРЕДЕЛЕНИЕ РОСТОВЫХ ВЕЩЕСТВ МЕТОДОМ ХРОМАТОГРАФИИ (МОЗЕР, 1959)

Культуры выращивались вначале в течение четырех недель на среде Мозера следующего состава: 20 г бобовой муки; 0,5 г  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ; 0,5 г  $\text{MgSO}_4$ ; 0,01 г  $\text{FeCl}_3$ ; 0,1 г дрожжевого экстракта, 15 г агар-агара на 1 л дистиллированной воды. Затем многократно пересеивались на среде, совершенно свободной от триптофана (источник азота *dl*-аланин или аланиновая кислота — промежуточная культура). Исходная среда для определения ростовых веществ следующего состава:  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  — 0,5 г;  $\text{MgSO}_4$  — 0,5 г; 0,5%-ный раствор  $\text{ZnSO}_4$  — 0,5 мл; 1%-ный  $\text{FeSO}_4$  — 1,0 мл; 0,1 М  $\text{CaCl}_2$  — 5,0 мл; 1%-ный  $\text{MnSO}_4$  — 50 мл; мальтоза — 20 г; глюкоза — 10 г; инозит — 40 мг, дистиллированная вода — 1 л.

Источник азота *dl*-триптофан в количестве 2,0415 г на 1 л среды. Фракционировать лучше всего с уксуснокислым эфиром. В качестве растворителя рекомендуется изопропанол — аммиак — вода в отношении 10:1:1, реже 8:1:1. Хроматограмма на бумаге Schl'd Sch. Papier 2043 в. Разгон хроматограммы проводился по восходящей штрихами. Красителем служил диметилпарааминобензальдегид в (1% в *N* HCl), а далее многократная обработка цимтальдегидом (5 см в 95 см этанола + 5 см концентрированной HCl) и 0,25%-ным раствором ванилина в концентрированной HCl.

## СОСТАВ СРЕД ДЛЯ ВЫРАЩИВАНИЯ ИЗОЛИРОВАННЫХ КОРЕШКОВ СОСНЫ В ЧИСТЫХ КУЛЬТУРАХ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВИТАМИНОВ БИОЛОГИЧЕСКИМ МЕТОДОМ.

Для выращивания изолированных корешков сосны в чистой культуре (Сланкис, 1948) применялась среда следующего состава: 71,95 мг  $\text{Ca}(\text{NO}_3) \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ ; 20,47 мг  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ; 10,0 мг  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ; 1,66 мг  $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ ; 0,5 мл раствора А-Z (по Hoagland); 70 г сахарозы или 40 г глюкозы; 50 мкг тиамин солянокислого, 500 мкг холинхлорида на 1 л дистиллированной воды. Среда с растущими корешками содержится при 20° в термостате. Перемена среды каждые 15 дней.

Для определения витаминов микробиологическим методом (Мейсель и Помошников, 1952) использовалась среда Ридера.

Состав среды:  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  — 3 г;  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  — 0,7 г;  $\text{NaCl}$  — 0,5 г;  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  — 0,4 г;  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  — 1 г;  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  — 0,1 г; 20%-ной сахарозы — 100 мл на 1 л водопроводной воды.

При изготовлении среды Ридера вначале автоклавируют воду, затем фильтруют и вносят соли и сахарозу. Раствор доводят до pH 5,6 при помощи концентрированной  $\text{H}_2\text{SO}_4$ . Готовую среду вновь стерилизуют при  $1/2$  атм давления. Раствор сахарозы (перед тем как вносится в среду) очищается активированным углем от возможного присутствия витаминов. Для этого в приготовленный раствор сахарозы добавляют 5 г активированного угля и гшательно встряхивают на качалке в течение 40 мин., затем раствор отфильтровывают и вносят в среду.

## Приложение 4

## СПОСОБ МАССОВОГО ВЫРАЩИВАНИЯ МИЦЕЛИЯ МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ В ЖИДКИХ КУЛЬТУРАХ

Быстрый метод размножения грибов, не образующих в культуре органов плодоношений, в основном растущим мицелием, был предложен Викином, Келлером, Шеллингом и Стоклай (Wiken, Keller, Schelling a. Stöckli, 1951). Этот метод особенно удобен при изучении физиологии грибов-микоризообразователей, но также хорош и при получении микоризы в стерильных условиях опыта. Основа его заключается в том, что вначале мицелий при помощи стеклянных бус размельчается в бутылке с дистиллированной водой на Шюттель-аппарате. Грубым частицам дают осесть, а затем тонкой взвесью заражается питательная среда, которая также ставится на качалку. Этот метод может быть по желанию модифицирован. Сами же авторы впоследствии воспитывали мицелий в питательной среде, а затем сливали раствор (в случае надобности промывали несколько раз в дистиллированной воде), а затем уже размельчали при помощи стеклянных бус или шариков 6 мм диаметром. Суспензии гиф можно получить, помещая мицелий гриба в жидкой культуре на Шюттель-аппарате. Мелин (1954, 1960) этот метод несколько модифицировал. Вначале выращивался мицелий гриба на качалке, затем развившиеся колонии грибов для раздробления гиф уже вместе с бусами помещались на качалку для создания гомогенности; полученная суспензия пропусклась через мелкопористую металлическую ссточку. Все проводилось в стерильных условиях.

## МЕТОДЫ ВЫРАЩИВАНИЯ ГРИБОВ НА ТВЕРДЫХ СРЕДАХ ДЛЯ ВЕГЕТАЦИОННЫХ ОПЫТОВ И ДЛЯ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В ЛЕСОВОДСТВЕ

**Метод Худякова, Возняковской и Рыжковой** (Возняковская и Рыжкова, 1958).

Изготовление культур состояло из двух этапов.

1. Вначале производилось массовое разведение грибов в жидких питательных средах в больших стеклянных бутылках. При выращивании применялись периодическая подача и перемешивание воздуха. Заражение питательной среды в бутылках производилось маточной культурой гриба, которая выращивалась на той же питательной среде. При заражении маточного раствора употреблялась растертая в стерильных условиях в фарфоровой ступке с водой питательная агаризованная среда с выращенной на ней грибницей. Для выращивания грибов употреблялись капустные и картофельные отвары с добавлением 3 г глюкозы, 0,5 г азотнокислого аммония и 0,5 мг витамина В<sub>1</sub> на 1 л среды; рН среды 5,0—5,6. Картофельные и капустные отвары готовились кипячением 100 г капусты или очищенного картофеля в течение 10 мин. в 1 л водопроводной воды с последующей фильтрацией полученного раствора. По данным авторов, для накопления массы мицелия требуется срок не менее двух или трех недель.

2. Приготовление почвенных культур. Полученные суспензии мицелия на картофельных или капустных отварах стерильно вносились в бутылки (емкостью 0,5 л) с заранее простерилизованной в сухом виде почвой. Количество жидкой суспензии мицелия равнялось 100 мл на 100 г сухой почвы. Бутылки помещались в термостат при 25°. После застания поверхности почвы грибницей последние были годны к употреблению. Почва, рекомендуемая авторами,— черноземовидная почва из Юрьева-Польского.

Указанным способом выращивались грибы *Boletus edulis*, *Boletus luridus*, *Boletus luteus*, *Boletus subtomentosus* и грибы, выделенные из микоризных окончаний дуба.

**Метод Сobotка** (1956б, 1956г, 1957).

1. Массовое выращивание грибницы Сobotка производил в основном в жидком сусле и измененной среде Возняковской (1952). В среду Возняковской автор вместо витаминов вносил дрожжевой экстракт. На синтетической среде грибы развивались лучше и образовывали множественные колонии.

2. Приготовление культур на естественных субстратах. Полученной суспензией мицелия в жидких средах заражались сосновые опилки, торф, сосновая, еловая и лиственничная хвоя с добавлением 2%-ной глюкозы или синтетической питательной среды. Автор получал быстрое разрастание грибов на этих субстратах. Из твердых субстратов грибы *Amanita pantherina* и *Boletus edulis* предпочитали торф с глюкозой, *Boletus elegans* — лиственничную и еловую хвою с глюкозой, а *Boletus variegatus* — еловую хвою с глюкозой.

**Метод Мозера** (1958 в).

Он рассчитан на потребление чистых культур для вегетационных исследований.

1. Массовое выращивание грибницы в жидких средах Мозер производил на Шюттель-аппарате, что значительно ускоряло развитие гриба.

Для медленно растущих культур в этом случае необходимы паузы. Например, использование Шюттель-аппарата только в ночное время. Заражение таких культур проводилось с суспензией гиф, приготовленной по способу Викена, Келлера, Коллина и Стоклай (1951). Мицелий не должен быть сильно раздробленным, так как рост последнего начинался преимущественно с крупных кусочков.

2. Для приготовления культур на твердых субстратах Мозер применял преимущественно торфяную пыль и смесь торфяной подстилки с лиственничными и сосновыми иглами или листвой с добавлением питательной синтетической среды, содержащей глюкозу, фосфор и азот. Состав основной синтетической среды: 20 г глюкозы; 3 г виннокислого аммония; 0,5 г кислого фосфорнокислого фосфата на 1 л дистиллированной воды. Количество среды 70—75 мл на 20 г воздушно-сухого торфа. Для кальцелюбивых грибов добавлялся кальций. Количество добавляемого Са в зависимости от видов грибов равнялось 50 мл 1,0 М раствора на 20 или 200 г торфа. Смешение торфа с лиственничными иглами в отношении 2 : 1 вследствие улучшения аэрации способствовало лучшему развитию некоторых грибов.

В настоящее время Мозер разрабатывает метод, рассчитанный на массовое потребление чистых культур грибов в практике. Жидкие культуры грибов выращиваются в банках с применением продувания воздухом через бактериальный фильтр; выращивание культур на твердых питательных средах производится в пятилитровых сосудах на том же субстрате, что автор применял для вегетационного опыта. Для лучшей аэрации и равномерного увлажнения субстрата на дно сосуда насыпается песок. Кроме того, через всю толщу субстрата вставляется трубка из фильтровальной бумаги диаметром 10—12 см, которая служит для вентиляции нижних слоев субстрата, насыщения питательной средой снизу вверх и облегчения заражения нижних слоев субстрата.

#### **Метод Шемахановой.**

1. Выращивание грибов в жидких средах проводится в среде Мелина (Мелин и Нильсон, 1952) с добавлением витамина В<sub>1</sub> в количестве 100 мкг на 1 л среды. Кислотность среды рН 4,5. Хорошее развитие грибницы в среде достигается за счет увеличения числа очагов заражения при помощи начального внесения густой суспензии мицелия, а в дальнейшем встряхиванием на Шюттель-аппарате в течение недели с последующим покоем или энергичным встряхиванием рукой, вследствие чего нарастающий мицелий разбивался на новые центры заражения. Заражение необходимо проводить грибницей молодого возраста (одна-две недели), перед этим подвергшейся частым пересевам.

2. Для приготовления культур на твердых питательных средах грибница вносится в древесный, осоковый или гипновый торфа с добавлением глюкозы в количестве 50 мг и витамина В<sub>1</sub> в количестве 0,1 мкг на 1 г сухого веса торфа.



## ОГЛАВЛЕНИЕ

|                                                                                                                                                    |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Введение . . . . .                                                                                                                                 | 3  |
| Г л а в а I. Методы исследований . . . . .                                                                                                         | 7  |
| Отбор и стерилизация семенного материала . . . . .                                                                                                 | 7  |
| Методика учета интенсивности микоризообразования . . . . .                                                                                         | 15 |
| Выделение и культивирование микоризообразующих грибов . . . . .                                                                                    | 22 |
| Выделение микоризообразующих грибов из базидиоспор . . . . .                                                                                       | 22 |
| Выделение грибов-микоризообразователей из микоризных окончаний и ризоморф . . . . .                                                                | 27 |
| Выделение грибов-микоризообразователей из спорофоров . . . . .                                                                                     | 31 |
| Культивирование микоризообразующих грибов в питательных средах . . . . .                                                                           | 36 |
| Г л а в а II. Грибы-микоризообразователи древесных пород . . . . .                                                                                 | 41 |
| Идентификация микоризообразующих грибов . . . . .                                                                                                  | 41 |
| Идентификация микоризообразующих грибов по наблюдениям в природе и грибным гифам, произрастающим в природных условиях и чистых культурах . . . . . | 41 |
| Серологический метод . . . . .                                                                                                                     | 43 |
| Идентификация грибов-микоризообразователей методом полустерильных культур . . . . .                                                                | 45 |
| Метод стерильных культур . . . . .                                                                                                                 | 50 |
| Грибы-микоризообразователи сосны и дуба . . . . .                                                                                                  | 65 |
| Формирование микориз . . . . .                                                                                                                     | 67 |
| Форма и строение микориз сосны и дуба . . . . .                                                                                                    | 70 |
| Г л а в а III. Факторы, влияющие на образование микориз у древесных пород . . . . .                                                                | 78 |
| Влияние минеральных веществ и света на микоризообразование . . . . .                                                                               | 78 |
| Влияние органических веществ на микоризообразование . . . . .                                                                                      | 85 |
| Микроэлементы и микоризообразование . . . . .                                                                                                      | 89 |
| Влияние кислотности среды на микоризообразование . . . . .                                                                                         | 91 |
| Влияние возраста сеянцев, чистых культур и времени подсева чистых культур грибов на микоризообразование . . . . .                                  | 93 |
| Влияние сроков и способов посева семян на микоризообразование . . . . .                                                                            | 95 |
| Влажность почвы и микоризообразование . . . . .                                                                                                    | 96 |



|                                                                                                                                    |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Температура среды и образование микоризы . . . . .                                                                                 | 99  |
| Биотические факторы и образование микоризы . . . . .                                                                               | 100 |
| Действие ростовых веществ на микоризообразование . . . . .                                                                         | 104 |
| Интенсивность микоризообразования и типы почв . . . . .                                                                            | 104 |
| Г л а в а IV. Взаимоотношения между микоризообразующими грибами и древесными породами . . . . .                                    |     |
| Выгода, получаемая древесными породами от микоризообразующих грибов . . . . .                                                      | 107 |
| Методы, определяющие роль грибного симбионта . . . . .                                                                             | 110 |
| Роль грибов-микоризообразователей в снабжении древесных растений минеральными веществами . . . . .                                 | 1   |
| Роль грибов-микоризообразователей в снабжении древесных растений органическими веществами . . . . .                                | 119 |
| Ферменты микоризообразующих грибов . . . . .                                                                                       | 124 |
| Роль грибов-микоризообразователей в фиксации атмосферного азота . . . . .                                                          | 127 |
| Роль микоризообразующих грибов в снабжении древесных растений водой . . . . .                                                      | 128 |
| Роль микоризообразующих грибов в снабжении древесных растений витаминами и ростовыми веществами . . . . .                          | 131 |
| Значение микоризообразующих грибов как защитников корневой системы деревьев от паразитарной инфекции . . . . .                     | 167 |
| Влияние микоризообразования на физиологические функции древесных пород . . . . .                                                   | 168 |
| Поглощение и перенос гифами микоризообразующих грибов питательных веществ к растению-хозяину . . . . .                             | 183 |
| Скорость поглощения питательных солей микоризами . . . . .                                                                         | 188 |
| Значение древесных растений для микоризообразующих грибов . . . . .                                                                | 199 |
| Симбиотрофизм или паразитизм . . . . .                                                                                             | 206 |
| Г л а в а V. Использование микоризообразующих грибов в практике лесоводства . . . . .                                              |     |
| Наличие микоризообразующих грибов в почвах, длительное время не находившихся под лесом и пути их стимулирования . . . . .          | 214 |
| Использование чистых культур микоризообразующих грибов для выращивания древесных пород . . . . .                                   | 233 |
| Способ внесения и приживаемость чистых культур микоризообразующих грибов . . . . .                                                 | 233 |
| Мероприятия по улучшению действия чистых культур микоризообразующих грибов . . . . .                                               | 245 |
| Эффективное действие микоризообразующих грибов на развитие древесных пород . . . . .                                               | 251 |
| Другие мало используемые способы внесения микоризообразующих грибов . . . . .                                                      | 263 |
| Лесная почва как источник микоризообразующих грибов . . . . .                                                                      | 267 |
| Дозы, заготовка, способы использования лесной почвы и приживаемость микоризообразующих грибов, внесенных с лесной почвой . . . . . | 267 |
| Скорость распространения микоризообразующих грибов в почве.                                                                        | 287 |

|                                                                                                                       |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Мероприятия, улучшающие действия лесной почвы на раз-<br>витие древесных пород . . . . .                              | 291 |
| Значение отдельных компонентов лесной почвы и почвенной и<br>прикорневой микрофлоры для развития сеянцев сосны и дуба | 303 |
| Эффективность применения лесной почвы в практике лесо-<br>водства . . . . .                                           | 319 |
| Выводы . . . . .                                                                                                      | 335 |
| Литература . . . . .                                                                                                  | 340 |
| Приложения . . . . .                                                                                                  | 366 |

*Нина Михайловна Шемаханова,*  
**Микотрофия древесных пород**

**Утверждено к печати  
Институтом микробиологии  
Академии наук СССР**

Редактор издательства *Б. К. Флеров*  
Технический редактор *П. С. Кашина*

**РИСО АН СССР № 110—62В. Сдано в набор 14/II  
—1962 г. Подписано к печати 13/VI 1962 г.**

**Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>, печ. л. 23,5+2 вкл.  
уч.-издат. л. 24,8 Тираж 1500 экз.  
Т-05877. Изд. № 623. Тип. зак. № 282.**

**Цена 1 р. 85 коп.**

**Издательство Академии наук СССР  
Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21  
2-я типография Издательства АН СССР  
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10**

# ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

| Страница | Строка               | Напечатано           | Должно быть           |
|----------|----------------------|----------------------|-----------------------|
| 9        | 10—11 св.            | набухания            | смачивания            |
| 57       | 3 св.                | $B_1 - 15 \text{ г}$ | $B_1 - 15 \text{ мг}$ |
| 74       | 1 св.                | и                    | или                   |
| 80       | Табл. 7,<br>3—2 сн.  | окончаний            | микоризных окончаний  |
| 108      | 9 св.                | вносит               | относит               |
| 122      | 9 св.                | концентрации         | концентрации гуматов  |
| 151      | 7 св.                | 40 мг                | 400 мг                |
| 151      | Табл. 41             | 1                    | 0                     |
| 155      | 14 сн.               | ветвлению            | ветвления             |
| 173      | 13 сн.               | мк С                 | мккюри                |
| 201      | Табл. 68             | Н етянутые           | Неперетянутые         |
| 211      | 5 сн.                | с микоризами         | микоризами            |
| 245      | 16—17 св.            | органо-минераль фоне | органо-минеральных    |
| 256      | Табл. 76,<br>графа 3 | число отпавших       | число оставшихся      |
| 305      | 1 сн.                | штампы               | штаммы                |
| 324      | 14 сн.               | рис. 72              | рис. 71               |
|          | 15 сн.               | рис. 71              | рис. 72               |
| 336      | 4 сн.                | их                   | его                   |
| 337      | 3 св.                | сеянцев              | семян                 |
| 367      | 21 сн.               | оранжевом            | оранжем               |
| 367      | 32 и 35 сн.          | сульфата             | сульфита              |
| 368      | 34 сн.               | 11                   | 8                     |
| 370      | 5 сн.                | 1960                 | 1959                  |